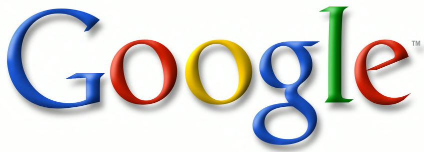
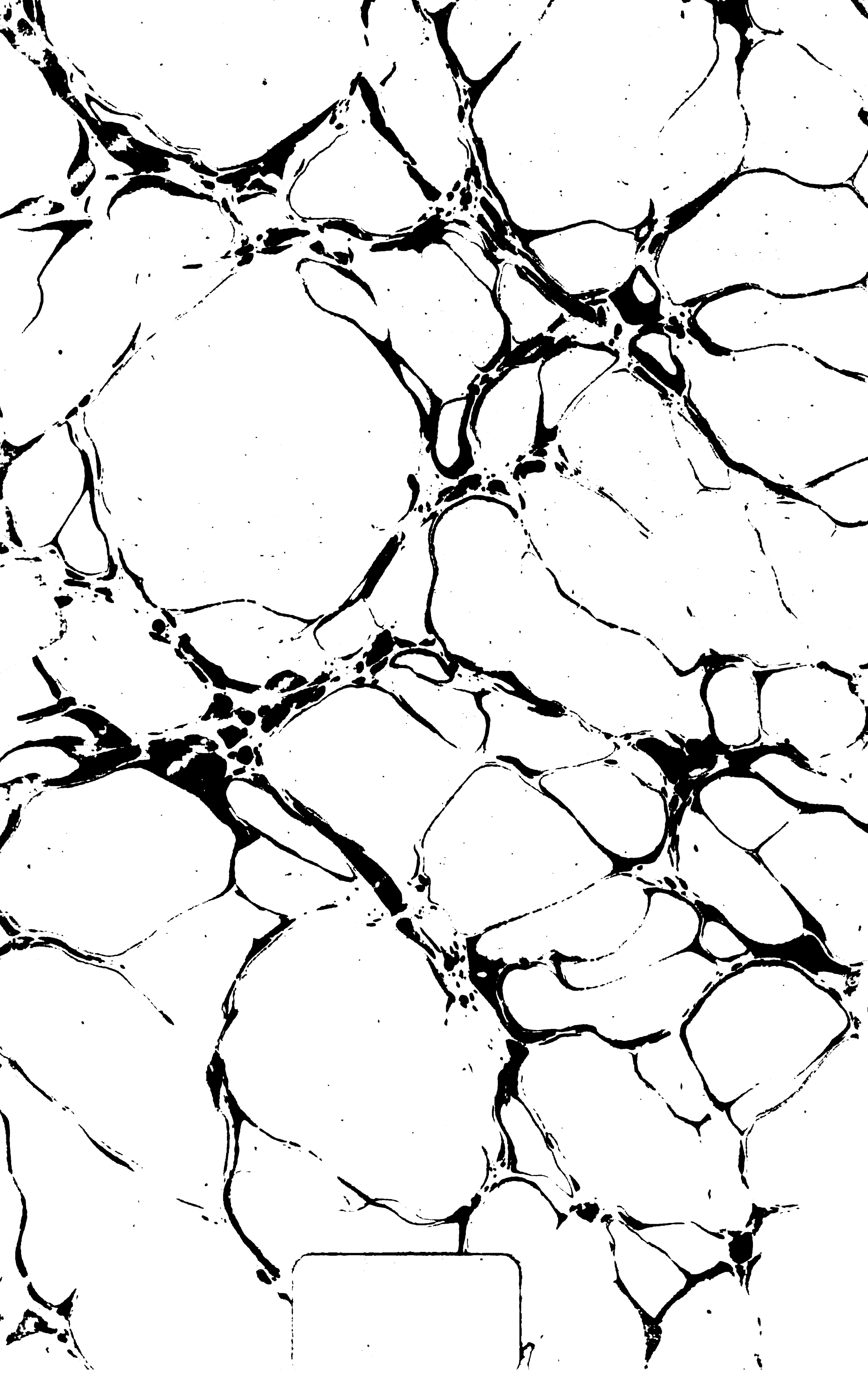



Stanford University Libraries
3 6105 010 959 516







ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME QUATORZIÈME

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1891

RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES

SUR

L'APPAREIL LATICIFÈRE

DES

EUPHORBIACÉES, URTICACÉES, APOCYNÉES ET ASCLÉPIADÉES

Par M. L. Gustave CHAUVEAUD.

HISTORIQUE.

Quand on blesse certaines plantes, on voit apparaître, sur la blessure, un liquide d'aspect plus ou moins laiteux. En raison de cette apparence, on donne à ce liquide le nom de *latex*. Ce latex, à l'intérieur de la plante, se trouve contenu dans un système de tubes, dont l'ensemble généralement complexe constitue l'*appareil laticifère*.

La présence du latex a été constatée depuis fort longtemps, ainsi que peut en témoigner la mention qu'on trouve dans Théophraste (1).

L'appareil laticifère n'a été observé que beaucoup plus tard. Ce n'est, en effet, que vers la fin du XVII[e] siècle que Malpighi (2) reconnut que le latex, qu'il appelait *suc propre*, était contenu dans de véritables tubes. Il décrivit ces tubes, et leur donna le nom de *vaisseaux propres* (vasa propria). Or, Malpighi admettait que chaque plante possède un suc

(1) Dans le présent travail nous nous occupons exclusivement de l'appareil laticifère, aussi laisserons-nous de côté dans cet aperçu historique les faits concernant le *latex* et son rôle physiologique, nous proposant de les reprendre dans un second mémoire.

(2) *Anatome plantarum*, 1679.

propre indépendant de la sève; il en résulta, pour lui, que toutes les plantes possédaient des vaisseaux propres.

Ainsi, aussitôt découverts ces organes acquéraient une importance considérable, puisque leur présence était considérée comme indispensable à la constitution d'un végétal. Quelques auteurs même, frappés par cette généralité de leur existence, y virent une raison pour comparer les animaux et les végétaux, au point de vue de l'appareil circulatoire (1).

Parmi tous les vaisseaux propres des plantes, Grew (2) remarqua que ceux qui contiennent des sucs laiteux ou de la gomme ont une structure bien plus apparente que les autres, parce qu'ils ont un plus grand calibre. Quant à l'existence d'une paroi appartenant spécialement à ces tubes, elle lui parut devoir être mise en doute; aussi assimilait-il ces organes aux espaces intercellulaires.

D'autres (3) allèrent beaucoup plus loin que Grew, car non seulement ils refusèrent une paroi propre aux vaisseaux de Malpighi, mais encore ils nièrent complètement leur existence.

Au contraire, Bernhardi (4) l'admit, et attribua même à ces organes la propriété de ne jamais se réunir entre eux de façon à former des faisceaux, mais d'aller toujours isolément, aussi bien dans la moelle que dans l'écorce. Cette propriété est, en effet, un de leurs caractères généraux, mais nous allons voir qu'elle fut parfois méconnue.

A partir de ce moment, l'existence même des vaisseaux propres ne fut plus mise en doute; on discuta seulement sur la présence ou l'absence de leur paroi.

Link (5) les regarde comme des *réservoirs* dans lesquels viennent se rassembler les sucs propres.

(1) Mariotte, *Œuvres*, etc., Leide, 1717, p. 132. — Chr. Wolff, *Vernünftige Gedanken*, Leipzig, 1737, p. 639.

(2) *The anatomy of plants.*

(3) Sprengel, J. D. Moldenhawer, Hedwig.

(4) *Beobachtungen über Pflanzengefässe und eine neue Art derselben*, Erfurt, 1805.

(5) *Grundlehre der Anatomie und Physiologie der Pflanzen*, 1807.

Mirbel (1) adopte une opinion mixte; il pense que ce sont tantôt des lacunes situées dans la moelle ou dans l'écorce, tantôt des tubes charnus ou membraneux entourés d'un tissu très fin. Malgré l'opinion de Bernhardi, il décrit des vaisseaux propres réunis en faisceaux. Ces vaisseaux, dit-il, sont précisément ces parties de la plante qui, dans le Chanvre, les Apocyns, etc., constituent la filasse. Or, ces prétendus vaisseaux propres ne sont autre chose que des paquets de fibres, comme le montra aussitôt Treviranus (2), à l'aide des figures dessinées par Mirbel lui-même. Ce dernier, dans sa lettre (3) au D[r] Treviranus, propose, pour les vaisseaux propres, le nom de *canaux sécrétoires*, ignorant alors la dénomination déjà proposée par Link. Il indique avec détails un certain nombre de particularités de ces organes; mais, parmi les vaisseaux propres *isolés* qu'il considère comme de simples lacunes, il a la malencontreuse idée de citer en première ligne les Euphorbes (4).

Treviranus (5) reproche à De Candolle d'avoir voulu contester les réservoirs gommeux aux Monocotylédones et aux Acotylédones, alors qu'on les trouve, dit-il, dans le Maïs et le Balisier parmi les premiers, et dans les Agarics, les Bolets et même les Varecs parmi les seconds. Il partage, d'ailleurs, l'opinion de Brongniart, qui voit en eux des espaces intercellulaires élargis. Ayant rencontré, dans les réservoirs gommeux de certains fruits, une sorte de revêtement résultant, d'après lui, d'une stratification accidentelle due à la gomme durcie, il estime que telle devait être l'origine de la pellicule observée, dans certains cas, par Mirbel et par P. Moldenhawer (6).

A cette époque, les vaisseaux propres tenaient une place considérable dans les descriptions anatomiques, ainsi qu'en

(1) *Défense de sa théorie*, 1808.
(2) *Beiträge zur Physiologie*, 1811.
(3) *De l'organisation végétale*, 1809.
(4) *Éléments de physiologie végétale*, 1815.
(5) *Physiologie der Gewächse*, 1835.
(6) *Beiträge zur Anatomie der Pflanzen*, 1812.

témoignent les mémoires contemporains. Aussi, lorsque C.-H. Schultz, par la publication de ses lettres, fit entrer leur étude dans une phase nouvelle, l'attention fut-elle vivement excitée. L'Académie des sciences proposa, pour le concours de 1833, une question concernant leur anatomie et leur physiologie.

Le prix fut décerné à Schultz lui-même, pour un mémoire (1) qu'il adressa à l'Académie en vue de ce concours. Dans ce mémoire, qui est accompagné d'un grand nombre de planches, l'auteur emploie généralement, pour désigner les vaisseaux propres, le nom de *vaisseaux du latex*. Dorénavant, ce terme sera employé concurremment avec celui de *vaisseaux laticifères*, ou même plus brièvement de *laticifères*.

Il constate d'abord que les vaisseaux du latex n'existent pas dans toutes les plantes. Ils manquent complètement dans celles qui ne sont composées que de cellules (*Homorganiques*). Ce groupe, défini par lui, comprend la plupart des Cryptogames de Linné, avec des Phanérogames comme *Stratiotes*, *Vallisneria*, etc. Par contre, ils existent dans les Fougères et dans les principales familles de Phanérogames.

Dans ces plantes, on les trouve dans toutes les parties qui contiennent des faisceaux vasculaires, car ils accompagnent la face externe de ceux-ci. De cette région, où ils sont disposés en une couche uniforme ou en une série de paquets placés en cercle, partent les laticifères isolés qui se répandent dans le reste du tissu cellulaire et dans la moelle.

Il distingue les diverses formes de laticifères en décrivant des *états de contraction*, *d'expansion* et *d'articulation*, mais cette distinction confuse ne fut pas adoptée. Il insiste particulièrement sur la contractilité des parois de ces vaisseaux, contractilité qui produirait d'après lui, alternativement, les contractions et les dilatations qu'ils présentent.

Mais cette contractilité est niée par Meyen (2), qui explique

(1) *Mémoires des sav. étrangers*, Acad. des sc., 1841.

(2) *Secretionsorgane der Pflanzen*, 1837. — *Neues System der Pflanzenphysiologie*, 1838.

simplement cette alternance d'élargissements et de rétrécissements par la situation des cellules qui les entourent immédiatement. Il admet, d'ailleurs, que ces tubes se ramifient, sans présenter de cloisons transversales, dans les rameaux, dans les feuilles et dans la racine, comme l'indique Schultz; mais il repousse sa classification basée sur les états de contraction, d'expansion et d'articulation.

Jusque-là, les laticifères avaient été considérés comme de véritables tubes, soit dès leur origine, soit seulement après l'organisation d'une membrane d'enveloppe. Unger (1) émit une opinion qui les faisait dériver de cellules primitivement disposées en file, les unes au-dessus des autres, la transformation de ces files de cellules en autant de tubes étant obtenue, d'après lui, par la résorption des parois transversales qui les séparent entre elles. Ce mode de formation des tubes, par fusion de cellules en file, existe en réalité dans beaucoup de cas; mais Unger, à l'appui de son opinion, figure un laticifère de *Ficus benghalensis*, où ce mode de formation lui paraît évident. Or, dans cette plante les laticifères ne proviennent jamais de la fusion de cellules primitivement distinctes; elles ont, comme nous le verrons plus tard, une origine fort différente.

La preuve donnée par Unger est donc dépourvue de toute valeur; il n'en est pas moins vrai que son opinion est exacte, si on l'applique à un grand nombre d'autres plantes.

C'est ce que ne sut pas apprécier Schleiden (2), quand il repoussa complètement le mode de formation des laticifères par voie de fusion des cellules. Il déclara que ces organes apparaissent toujours au début comme de simples espaces intercellulaires élargis. Dans ces espaces vient se déverser le latex qui s'organise peu à peu en membrane.

Afin de résoudre cette question, un auteur anonyme (3) s'avisa de faire des coupes longitudinales à travers le point

(1) *Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte*, t. II, 1840.
(2) *Mém. de l'acad. imp. de Saint-Pétersbourg*, t. IV.
(3) *Bot. Zeit.*, p. 833-55, 1846.

végétatif; il obtint ainsi un grand nombre de préparations qui lui parurent décisives et qu'il figura. Ses conclusions confirment complètement l'opinion soutenue par Schleiden. Parmi ces résultats inexacts, il indique ce fait intéressant que les laticifères apparaissent de très bonne heure dans le point végétatif. On peut souvent constater leur présence avant même que les premiers faisceaux ne soient distincts dans cette région.

C'est alors que Schacht (1) montra que ces organes présentent les mêmes réactions chimiques que les cellules du liber; aussi en fit-il des cellules libériennes plus ou moins épaissies et diversement ramifiées. Plus tard, profitant d'un voyage à Madère, il étudia leur mode de formation chez le *Carica Papaya*.

Il les vit se former aux dépens de cellules placées en files verticales, dont les parois horizontales se résorbaient; il observa le même fait pour des files horizontales et obliques et vit se constituer ainsi l'ensemble des tubes et de leurs anastomoses. Ayant admis la nature libérienne des laticifères, il les considère comme faisant partie du faisceau et accompagnant celui-ci dans toutes les parties de la plante (*Carica*, *Sonchus*, *Hoya*, *Euphorbia*, etc.).

Jusqu'à lui, tous les organes désignés soit sous le nom de vaisseaux propres, soit sous celui de laticifères, avaient été confondus. Schultz, il est vrai, avait bien tenté d'établir entre eux des distinctions, mais nous avons vu que sa classification n'avait pas été admise. Schacht indiqua une propriété qui permet d'établir parmi eux deux formes fondamentales :

Ceux qui ne s'anastomosent pas entre eux (*Gomphocarpus*, *Hoya*, *Vinca*, *Euphorbia*, *Ficus*, *Chelidonium*).

Ceux qui au contraire s'anastomosent entre eux (*Carica*, *Sonchus*).

Cette distinction est très fondée, comme nous le verrons dans la suite; seulement, quelques plantes rangées par lui

(1) *Bot. Zeit.*, 1851, p. 513. — Die Pflanzenzelle, 1852, (p. 209-220). — *Abhandlungen der königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin*, 1856, p. 516.

dans la première catégorie, la Chélidoine par exemple, appartiennent à la seconde.

Au sujet de leur répartition, il admit qu'on les trouve dans la moelle aussi bien que dans l'écorce, mais rarement dans le bois. Il fit remarquer enfin que, puisqu'on ne les rencontre que dans un petit nombre de végétaux, ils ne sauraient être regardés comme des éléments essentiels du faisceau ainsi que le pensait l'anonyme de 1846.

C'est alors que parurent les résultats des recherches de M. Trécul (1), résultats dont l'annonce eut pour effet d'appeler de nouveau l'attention sur les laticifères. M. Trécul, en effet, affirmait que ces organes communiquent directement en certains points avec les vaisseaux du bois. Invoquant alors cette disposition anatomique de deux systèmes de vaisseaux, il faisait un rapprochement entre l'appareil circulatoire des plantes et celui des animaux. Il comparait les vaisseaux du bois aux vaisseaux artériels et les vaisseaux du latex aux vaisseaux veineux. Cette nouvelle comparaison, basée cette fois sur des faits qui semblent positifs, excita un tel intérêt que l'Académie des sciences mit une seconde fois la question des laticifères au concours pour l'année 1863. Le prix fut partagé entre Dippel et Hanstein; nous allons indiquer les résultats principaux de leur mémoire.

Hanstein (2) confirme d'abord la formation des vaisseaux du latex par fusion de cellules, remarquant toutefois que cette fusion est parfois si complète (*Euphorbia*) qu'il n'en persiste aucune trace. Mais il trouve ces organes si différents des fibres libériennes qu'il les en sépare complètement. Il les voit naître du cambium, comme l'avait dit Schacht, avant les vaisseaux spiralés eux-mêmes, suivre les faisceaux surtout dans les feuilles, seulement tandis que ceux-ci se terminent en culs-de-sac, ils tendent à s'égarer au milieu du parenchyme.

(1) *Compt. rend. Acad. des sc.*, t. XLV, p. 402 et nombreuses notes. Voir l'Indice bibliographique placé à la fin de ce mémoire.

(2) *Die Milchsaftgefässe, und die verwandten Organe der Rinde.* Berlin, 1864.

Enfin, et c'est là sa conclusion importante, ils forment un système complètement fermé, car si d'ordinaire ils s'anastomosent c'est seulement entre eux et, contrairement à l'affirmation de M. Trécul, jamais on ne trouve de communication avec les vaisseaux du bois, quels que soient d'ailleurs leurs rapports de voisinage.

Le mémoire de Dippel (1) renferme à peu près les mêmes conclusions. Pour lui, ces tubes naissent soit dans la moelle et l'écorce du point végétatif, soit aux dépens des cellules allongées constituant le faisceau, mais cette origine cellulaire est très vite masquée par des modifications diverses. Il insiste aussi beaucoup sur leur apparition précoce dans le point végétatif. Dans la seconde partie de son mémoire, il s'occupe plus spécialement d'un groupe de plantes qu'il rapproche entre elles au point de vue de la constitution de l'appareil laticifère. Ces plantes sont : les Euphorbiacées, les Morées, les Apocynées et les Asclépiadées.

Ce groupement de Dippel est parfaitement justifié, car seules les plantes de ces diverses familles possèdent un appareil laticifère dépourvu d'anastomoses et caractérisé en outre par des propriétés spéciales qui seront indiquées plus tard. C'est de cet appareil que nous nous occupons dans ce travail, aussi ne citerons-nous dans la suite de cette revue historique que les faits le concernant spécialement.

Pour résoudre la question pendante entre M. Trécul et Hanstein, Vogl (2) étudia par des procédés variés un grand nombre de plantes, mais jamais il ne parvint à constater l'existence de communication entre les laticifères et les vaisseaux du bois.

M. David (3), adoptant le groupement proposé par Dippel, estime que les laticifères sont des cellules plus ou moins

(1) *Entstehung der Milchsaftgefässe und deren Stellung in den Gefässbündelsystem der milchenden Gewächse*, Rotterdam.

(2) *Beiträge zur Kenntniss des Milchsaftorgane der Pflanzen* (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, p. 31, 1866).

(3) *Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen*, Breslau, 1872.

rameuses (*Euphorbia*), terminées à leur extrémité en pointe effilée. Il figure quelques-unes de ces cellules qu'il croyait avoir obtenues à peu près complètes par le procédé de dissociation des tissus. Il n'admet pas qu'elles appartiennent au faisceau, car on les voit naître toujours dans l'écorce, seulement il s'explique l'erreur de Schacht les considérant comme éléments libériens, parce qu'elles tiennent la place du liber qui fait défaut. Ces cellules ne présentent jamais d'anastomoses, comme l'avait déjà indiqué Schacht, contrairement à l'opinion plus récente de Schleiden.

On n'y observe pas davantage les cloisons transversales que Dippel leur attribuait au début de leur formation dans le point végétatif. Ce sont pour lui de *simples cellules dérivées du tissu fondamental.* Toutefois il admet que leur allongement en quelque sorte passif serait surtout le résultat de la croissance des éléments voisins. Au sujet de leur distribution dans la plante, il les trouve sur la face externe du faisceau, dans l'écorce et dans la moelle. Ces cellules de la tige envoient des prolongements à l'intérieur des feuilles.

Toutes les propriétés précédentes s'appliquent aux Euphorbiacées. Elles s'appliquent aussi, d'après lui, aux Morées (*Ficus*), avec cette différence cependant que chez ces dernières on rencontre des *laticifères propres aux feuilles*, particularité qu'il retrouve chez les Apocynées (*Nerium Oleander*). Il est porté à admettre une relation entre le liber mou et les laticifères, car ceux-ci apparaissent plus tôt dans la moelle que dans l'écorce (*Hoya carnosa*), ce qui indique qu'ils ont une origine indépendante de ceux de l'écorce; or chez cette plante, il y a précisément un liber mou dans la moelle.

Enfin, pour terminer, il compare les cellules laticifères aux cellules de sclérenchyme décrites chez diverses plantes (1), *Monstera Lennea* par exemple, trouvant le pas-

(1) Ph. Van Tieghem, *Structure des Aroïdées* (*Ann. des sc. nat.*, 5ᵉ série, t. VI). — O. Buch, *Ueber Sclerenchymzellen*, 1870, Breslau.

sage entre les unes et les autres dans les cellules du *Fragræa auriculata*, qui offrent de 8 à 10 rameaux.

La plupart des auteurs précédents avaient étudié les laticifères dans la plante déjà complètement développée. Ceux qui avaient voulu trouver leur origine l'avaient cherchée dans le point végétatif. Nous venons de voir que M. David, après l'anonyme de 1846, croyait l'avoir trouvée dans ce lieu. Or, cette prétendue origine des laticifères ne correspond, en réalité, qu'à leur allongement à l'intérieur d'un tissu encore homogène. Pour observer leur origine véritable, il faut la chercher dans l'embryon en voie de développement, car c'est là qu'ils apparaissent, avant qu'aucun autre organe ne soit encore différencié. C'est ce que fit M. Schmalhausen (1) en étudiant l'embryogénie d'un certain nombre de plantes. Il montra ainsi qu'ils naissent (*Euphorbia*) de très bonne heure comme cellules distinctes à l'intérieur de l'embryon. Ces cellules s'allongent ensuite en tubes dans le nœud, lieu de leur apparition, et émettent des prolongements qui se fusionnent entre eux formant un anneau. De cet anneau partent alors des rameaux, qui vont les uns vers la radicule, les autres vers les cotylédons, d'autres enfin dans la calotte formée par le cône végétatif. Ce sont ces derniers qui serviront à former tous les laticifères de la plantule, puis de la plante adulte, car *il ne naît plus ensuite de nouvelles cellules laticifères*.

Le nombre de ces cellules primitives, qui est constant, est petit chez les petites espèces, plus grand chez celles qui atteignent une plus haute taille. Ainsi il serait de 4 (*Euphorbia Peplus*), de 3 paires (*Euphorbia Myrsinites*), de 4 paires (*Euphorbia Lathyris*). Quant à leur disposition, elle lui paraît être la même partout ; aussi, la description qu'il en fait est-elle générale.

Il compare volontiers les laticifères à des parasites qui se développent dans les espaces intercellulaires ; cependant, ils

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Milchsaftbehälter der Pflanzen* (*Mém. de l'acad. imp. de Saint-Petersbourg*, 7e série, t. XXIV, n° 2, 1877).

ne s'accroissent que dans le méristème, et perdent de bonne heure la faculté de se ramifier.

Chez les Asclépiadées, l'observation lui semble plus difficile, car là, les laticifères sont dirigés à travers l'écorce, dans toutes les directions. Cependant, il admet que leurs relations sont essentiellement les mêmes (*Stapelia*) que chez les Euphorbes.

Parmi les Urticinées, il a étudié les *Maclura*, *Ficus stipularis* et *Broussonetia papyrifera*. Il n'a pu faire aucune observation précise en ce qui concerne leur premier développement; toutefois, il pense que les mêmes conclusions sont applicables à ce groupe.

Pour distinguer ces laticifères de ceux qu'on rencontre dans les autres plantes, il les appelle *Milchsaftschläuche*, donnant à ces derniers le nom de *Milchsaftgefässe*. Ces noms correspondent à ceux de *laticifères inarticulés* et de *laticifères articulés*, qui sont aussi employés pour indiquer que ceux-ci sont le résultat de cellules fusionnées, ceux-là provenant de cellules uniques considérablement accrues.

Les résultats indiqués par M. Schmalhausen ont été acceptés dans la suite, au moins ceux relatifs à l'origine de ces organes, mais quelques autres ont été repoussés. En effet, M. Schullerus (1), reprenant l'étude de l'appareil laticifère chez l'*Euphorbia Lathyris*, accepte l'opinion de M. Schmalhausen relative à leur origine, prétextant avoir manqué d'embryons assez jeunes pour pouvoir la contrôler. Mais, par contre, il insiste sur deux autres points pour réfuter ses assertions. D'abord, il nie les anastomoses admises par M. Schmalhausen, et déclare n'avoir pu constater même la trace de l'anneau décrit dans le nœud de l'embryon; aussi conteste-t-il absolument son existence. Ensuite, il prouve que les laticifères conservent toujours la faculté de se ramifier, et qu'ils existent dans les racines

(1) *Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von* Euphorbia Lathyris (*Verhandlungen des botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg*, t. XXIV, p. 26).

latérales, contrairement à la conclusion de M. Schmalhausen. Il est facile, d'ailleurs, de s'en convaincre; il suffit de faire une section de ces racines, pour voir jaillir des gouttes de latex qui témoignent de cette existence.

Ces conclusions de M. Schullerus sont exactes; mais elles auraient gagné beaucoup de valeur si elles avaient été faites à propos de certaines Euphorbes, notamment de l'*Euphorbia Peplus*, où M. Schmalhausen décrit un anneau. En effet, dans cette espèce, et plus encore dans certaines autres, la disposition des tubes laticifères peut parfaitement donner l'illusion d'anastomoses véritables, tandis que dans l'*Euphorbia Lathyris* cette illusion ne saurait être produite. La contradiction provient de ce que M. Schmalhausen généralise l'aspect qu'il figure chez une espèce, pendant que M. Schullerus, étudiant une espèce différente, déclare que cette apparence même n'existe pas. La seconde partie du travail de ce dernier, relative au rôle physiologique de cet appareil, confirme l'opinion énoncée par Faivre (1), qu'il a pour fonction de conduire les substances de réserve.

Cette conclusion physiologique peut être tirée, d'après M. Haberlandt (2), exclusivement de l'étude anatomique des laticifères dans les feuilles. Il prétend montrer que ces organes viennent se terminer au contact de la face interne des cellules en palissade, et que celles-ci se disposent en rayonnant autour de leur extrémité. Il soutient cette théorie à l'aide d'un certain nombre de figures tirées de plusieurs espèces d'Euphorbes. Il donne, d'ailleurs, une autre preuve anatomique : c'est que, chez les plantes où les laticifères font défaut, la gaine de parenchyme des faisceaux foliaires, qui sert au transport des produits assimilés par les cellules en palissade, est bien développée. Chez les plantes pourvues de laticifères, au contraire, cette gaine est réduite, et

(1) Recherches sur la circulation et sur le rôle du *latex* dans le *Ficus elastica* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. X, p. 33).

(2) *Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren* (*Sitzungs. der kaiserlicher Akad. der Wissenschaften*, 1883).

d'autant plus réduite que les laticifères sont plus nombreux.

M. Scott (1) constate que, dans le genre *Manihot*, les laticifères sont anastomosés entre eux, et diffèrent, par conséquent, des tubes inarticulés qu'on trouve dans les autres Euphorbiacées.

Un peu plus tard (2), il montre que les laticifères de l'*Hevea* sont pareillement formés par des cellules fusionnées.

La disposition anatomique indiquée par M. Haberlandt est loin d'être admise par tous, et M. Schimper (3), notamment, la conteste formellement.

Il est vrai que MM. Pirotta et Marcatili (4), au contraire, la trouvent confirmée par leurs recherches. Aussi, en réponse au démenti de M. Schimper, M. Haberlandt (5) cite-t-il l'opinion favorable des deux auteurs italiens. Mais il laisse, dans l'étude des laticifères, un point indécis : c'est celui de savoir si ceux déjà existants pénètrent dans les formations secondaires (*Morus*, *Ficus*, *Nerium*), où s'ils prennent naissance au milieu de ces formations, par différenciation de cellules déterminées.

Enfin, M. Groom (6), un élève de M. Schimper, confirmant l'opinion de celui-ci, montre que les laticifères se terminent au contact des tissus de la feuille, sans affecter de relation spéciale avec aucun d'eux.

Si nous résumons cet exposé, nous verrons que les vaisseaux propres de Malpighi sont loin d'exister dans toutes les plantes, comme le croyait cet auteur. D'autre part, ces vais-

(1) D.-H. Scott, *Of the laticiferous tissue of Manihot Glaziovii* (*Quaterly Journal of microscopical Science*, 1884, 3e série, t. XXIV, p. 194).

(2) *On the occurrence of articulated laticiferous vessels in Hevea* (*Journal of the Linnean Society*, 1886, t. XXI, p. 566).

(3) Schimper, *Ueber Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Laubblättern* (*Bot. Zeit.*, 1885, col. 769).

(4) Pirotta et Marcatili, *Sui rapporti tra i vasa laticiferi ed il sistema assimilatore nelle pianta* (*Annuario d. R. Instit. Bot. di Roma*, 1885, anno II, fasc. 1, p. 48). — *Ancora sui rapporti*, etc., 1886 (*Annuario*, fasc. 11, p. 156).

(5) Haberlandt, *Physiologische Pflanzenanatomie*, p. 225, 1886 et *Ueber das Assimilationssystem* (*Berichte der deutsch. Bot. Gesellschaft*, t. IV, p. 208 et p. 231).

(6) Groom, *On the function of laticiferous tubes* (*Ann. of Botany*, t. III, 1889, nº 10, p. 157).

seaux propres, devenus vaisseaux laticifères, ont dû être divisés en deux catégories, suivant qu'ils s'anastomosent entre eux ou ne s'anastomosent pas, et ce sont ceux de cette seconde catégorie, particuliers aux Euphorbiacées, Morées, Apocynées et Asclépiadées dont nous avons suivi l'histoire. La véritable origine de ces organes, indiquée par M. Schmalhausen, ainsi que certaines particularités du début de leur développement, sont restées sans confirmation, alors que quelques autres de ses résultats ont été infirmés.

Ayant commencé des recherches sur le rôle physiologique encore si discuté des laticifères, j'ai cru devoir acquérir une connaissance exacte de leur nature. J'ai été amené ainsi à rechercher leur origine. A ce point de vue, j'ai étudié un grand nombre de plantes appartenant aux diverses familles où on les rencontre. J'ai pu confirmer le résultat de M. Schmalhausen, concernant leur formation par des cellules distinctes dans l'embryon encore très jeune. Par contre, j'ai constaté que le nombre des cellules initiales n'avait été déterminé exactement pour aucune des espèces étudiées, que ce nombre varie suivant les différentes plantes, dans des limites plus étendues que ne l'admettait cet auteur, et que ses variations ne sont nullement en rapport avec la taille de ces plantes. En suivant, dans toutes ses phases, le développement de ces cellules initiales, j'ai pu rectifier la description que donne M. Schmalhausen du mode de formation de l'anneau situé dans le nœud embryonnaire, et compléter l'histoire de ce développement en comblant la lacune qui existait à partir du stade correspondant à la formation de cet anneau. En ce qui concerne leur mode de répartition, j'ai trouvé qu'il présentait une régularité tout à fait frappante chez certaines espèces, et une constance telle qu'il me permettait de faire aisément des distinctions spécifiques entre les embryons d'un même genre. Au sujet de leur nature, j'ai pu constater, dans la même espèce, la présence des deux modifications typiques du tissu laticifère (tubes inarticulés et tubes articulés), qui étaient considérées

comme s'excluant l'une l'autre dans une même tribu. Enfin, poursuivant l'évolution de l'appareil laticifère, lors de la germination, et jusque dans la plante adulte, j'ai pu m'assurer que, sauf pour les nœuds et pour les radicelles, la répartition des tubes laticifères, dans les diverses parties de cette dernière, correspond à celle que présentent les parties homologues de l'embryon.

Pour exposer les recherches qui m'ont conduit aux résultats que je viens d'énumérer, j'adopterai l'ordre suivant.

Je consacrerai un premier chapitre à la description des procédés de technique.

Dans le second chapitre j'étudierai le développement de l'appareil laticifère des Euphorbiacées. Ce chapitre sera de beaucoup le plus long, en raison de la grande variété que présente la disposition de l'appareil dans les plantes de cette famille. Les deux chapitres suivants seront consacrés aux Apocynées et Asclépiadées, et aux Urticacées.

J'étudierai ensuite le développement de l'appareil laticifère depuis le commencement de la germination jusqu'à l'état adulte.

Je consacrerai un chapitre spécial à l'examen critique du rôle attribué à cet appareil dans la classification.

Ensuite je discuterai l'opinion émise sur le mode de formation des tubes laticifères dans le développement philogénétique.

Enfin, je résumerai le contenu de ces chapitres et je terminerai par des conclusions générales.

Voici sous forme de tableau la division de ce travail :

I. — Technique.
II. — Développement de l'appareil laticifère dans l'embryon des Euphorbiacées.
III. — Développement de l'appareil laticifère dans l'embryon des Asclépiadées et Apocynées.
IV. — Développement de l'appareil laticifère dans l'embryon des Urticacées.
V. — Développement post-embryonnaire de l'appareil laticifère.
VI. — Rôle de l'appareil laticifère dans la classification.

I. — TECHNIQUE.

Pour étudier complètement les laticifères, il est indispensable de faire subir aux portions de plante que l'on observe une préparation spéciale.

M. Vogl (1) isolait ces organes au moyen de la macération; il employait aussi la coction dans l'eau ou dans les acides étendus.

Hanstein (2) plongeait les feuilles qu'il voulait étudier dans une solution de potasse. Après les y avoir laissées séjourner un certain temps, il les observait par transparence.

M. David (3) employa aussi le procédé de dissociation.

M. Schmalhausen (4) appliqua la méthode des coupes. Il nettoyait celles-ci avec un pinceau pour débarrasser leurs cellules de leur contenu, puis il les agitait successivement dans de l'éther, dans une solution de potasse et dans l'acide acétique. Il obtenait ainsi des coupes assez propres.

M. Schullerus employa le même procédé. D'autres fois il laissait séjourner les tissus dans de l'acide acétique, puis les neutralisait avec un alcali et les lavait ensuite à l'alcool absolu pour enlever les huiles et les bulles d'air, enfin il les traitait par une dissolution d'iode qui colorait les parois des cellules et les rendait ainsi plus distinctes. Enfin quelquefois il plaçait ses tissus dans une goutte de potasse et chauffait sur une lampe à alcool la lame de verre qui les portait, puis ensuite il pressait légèrement sur la lamelle qui les recouvrait. Il obtint ainsi, mais une seule fois, des résultats qu'il déclare merveilleux (5).

(1) *Verh. der Zool. Bot. Ges. Wien*, 1863, Bd. XIII, p. 586, et *Pringsheim's Jahrbücher*, 1866, p. 31.
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*
(4) *Loc. cit.*, p. 4.
(5) *Loc. cit.*, p. 39.

Les procédés de dissociation, quels qu'ils soient, offrent certains avantages. Je me servis plusieurs fois d'acide chromique dilué et chaud, au début de ces recherches, alors que j'avais surtout en vue de prendre une idée exacte de la ramification en tous sens des tubes laticifères. Mais tous ont l'inconvénient de modifier et souvent même de détruire les rapports de position que présentent ces organes; aussi ne peut-on guère les employer quand il s'agit d'étudier leur mode de distribution dans la plante et à plus forte raison quand on se propose de déterminer exactement leur lieu d'origine.

Pour ce dernier cas, le procédé des coupes est particulièrement applicable. Nous venons de voir que M. Schmalhausen l'employa exclusivement. Mais les coupes, ne pouvant être observées directement, doivent être débarrassées des substances qui les rendent opaques. M. Schullerus, il est vrai, prétend qu'on peut employer des coupes même un peu épaisses; il suffit alors de les nettoyer légèrement dans l'eau à l'aide d'un pinceau pour que le contenu des laticifères soit entraîné et ceux-ci paraissent ensuite comme autant de petits espaces clairs sur le fond opaque du reste des tissus. Ce procédé peut s'appliquer à des coupes transversales, dans lesquelles les portions de laticifères sectionnés forment autant de petits tronçons tubulaires coupés perpendiculairement à leur longueur; dans ce cas, en effet, ils se vident aisément et paraissent comme autant de trous clairs, mais dans le cas de coupes longitudinales il est évident qu'il serait absolument inefficace. D'ailleurs, même dans le cas de coupes transversales, il ne saurait être employé que pour donner une notion approximative de la distribution de ces tubes ou même pour constater simplement leur présence.

Essayant tour à tour les divers procédés, je conclus bien vite que les coupes devaient être minces et parfaitement nettoyées. Je leur fis donc subir l'action des réactifs décolorants : l'hypochlorite de soude pour dissoudre le protoplasme et la potasse pour dissoudre les noyaux. Or, à me-

sure qu'elles se décolorent les coupes deviennent de moins en moins faciles à distinguer, et après avoir séjourné un certain temps dans la potasse, la cellulose se gonfle sous l'influence de ce liquide et arrive à posséder un pouvoir réfringent si voisin de celui du réactif qui l'imprègne que ces coupes cessent d'être perceptibles. Si elles offrent une surface de plusieurs millimètres, il suffit, il est vrai, de remuer le liquide pour les apercevoir, révélées par une sorte d'ondoiement, mais si leur surface est inférieure à 1 millimètre comme cela se présente pour les coupes transversales d'embryons à leurs premiers stades de développement, on peut imprimer au liquide les mouvements les plus divers, sans arriver à trahir leur présence. On est donc réduit à n'employer que des coupes épaisses qui demeurent toujours plus ou moins distinctes, ou bien à éclaircir incomplètement des coupes minces. Mais, dans beaucoup de cas, les coupes épaisses ne sauraient être interprétées ; quant aux coupes minces incomplètement nettoyées, elles ne permettent pas de délimiter avec rigueur le contour de certaines cellules, ce qu'il est indispensable de pouvoir faire dans le cas des cellules laticifères. J'essayai longtemps de surmonter cette difficulté, multipliant les tentatives. Il m'arriva plusieurs fois de placer plus de cent coupes d'embryons dans un verre de montre sans pouvoir même à l'aide d'une forte loupe en retrouver une seule, après l'action de la potasse. C'est après ces insuccès répétés que je dus recourir à un autre procédé. Ce nouveau procédé, qui m'a donné des résultats tout à fait satisfaisants, a été réalisé de la manière suivante.

Prenant un tube de verre de 8 à 10 millimètres de diamètre, je l'élargis à une de ses extrémités de façon à lui donner la forme d'un entonnoir, ce qui se fait assez aisément au chalumeau ou même simplement avec un bec Bunsen. Je coupe alors le tube de façon que le petit entonnoir ainsi obtenu ait une portion cylindrique de longueur égale à sa portion évasée, c'est-à-dire de 2 centimètres environ. Ceci fait, à l'extrémité cylindrique, je soude un

disque de toile de platine à mailles excessivement fines et j'ai ainsi l'appareil qui me permet d'obtenir des coupes bien nettoyées.

Pour cela, cet appareil étant placé sur un vase de verre (fig. 1), je verse dans son intérieur le liquide, eau ou alcool contenant les coupes que l'on veut préparer. Ce liquide s'écoule à travers les mailles du disque de platine et tombe dans le vase qui sert de support, tandis que les coupes ne pouvant traverser ces mailles trop petites restent au-dessus de ce disque. Je verse alors sur ces coupes et successivement les réactifs suivants.



Fig. 1. — Microplyne (appareil pour la préparation des coupes). — A, appareil placé sur le goulot d'un flacon B qui sert à le supporter et à recueillir les réactifs qui le traversent. A la partie inférieure de l'appareil, se voit la poudre de verre (1/2 de la grandeur naturelle).

D'abord de l'éther, qui enlève la plupart des matières grasses, de l'alcool pour laver et permettre d'ajouter de l'hypochlorite de soude qui dissout le protoplasme, puis de la potasse qui dissout les noyaux, de l'eau acidulée par l'acide acétique pour le lavage, enfin une solution de brun Bismarck pour colorer la membrane et de l'alcool pour le lavage final.

Les coupes étant prêtes, il suffit pour les recueillir de verser quelques gouttes d'alcool sur la face inférieure du disque de platine, après avoir renversé l'appareil au-dessus d'un verre de montre. Ces gouttes en tombant entraînent avec elles les coupes qui paraissent dans le verre de montre comme autant de points très visibles, grâce à leur coloration. En opérant ainsi, on supprime donc la manipulation longue et souvent ennuyeuse qui consiste à transporter les coupes successivement d'un réactif dans l'autre. Pour apprécier l'avantage de cette suppression, il suffit de faire remarquer que, dans le cas où l'on étudie un embryon de quelques millimètres de longueur,

il s'agit de préparer environ vingt coupes transversales. Il faudra donc transporter ces vingt coupes l'une après l'autre dans les sept réactifs indiqués, ce qui donne un total de cent quarante transports. En outre, quelle que soit la minceur des coupes, on n'a plus à craindre leur disparition dans la potasse, disparition qui m'avait causé tant de désappointements.

A la vérité, il n'est peut-être pas très aisé de construire cet appareil d'une façon parfaite. Il faut d'abord pouvoir se procurer une toile de platine d'une finesse suffisante. Si on ne peut disposer que d'une toile en laiton par exemple, on aura l'inconvénient de la renouveler après un certain temps, par suite de l'altération qu'elle subit de la part des réactifs. Enfin la finesse de la toile, quel que soit le métal dont elle est formée, présente une limite; aussi peut-il arriver que des coupes d'embryons encore très jeunes, ramollies par la potasse, se replient sur elles-mêmes et soient entraînées à travers ses mailles. Dans ce cas, elles tombent dans le vase contenant le mélange des réactifs et peuvent être considérées comme perdues.

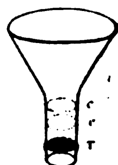


Fig. 2. — Microplyne. — T, disque de toile de platine; *c*, ligne indiquant le niveau de la première couche de poudre de verre; *c'*, niveau de la seconde couche.

Pour faire disparaître ces inconvénients, on peut modifier ainsi le procédé. On verse, au fond de l'entonnoir, de la poudre de verre, en quantité suffisante pour former une couche de 8 à 10 millimètres d'épaisseur (fig. 2, *c*). Cette poudre est retenue par le disque de toile, comme on le voit (fig. 2). Sur cette couche, tassée par quelques gouttes d'eau ou d'alcool, on verse le liquide contenant les coupes à préparer; puis, au-dessus de celles-ci, on met une seconde couche de poudre de verre de 4 à 5 millimètres d'épaisseur environ (fig. 2, *c'*). Ceci préparé, on fait passer sur le tout les divers réactifs que nous avons énumérés précédemment. Ceux-ci filtrent lentement à travers les couches de poudre, lavant au passage les

coupes qu'ils ne peuvent entraîner, vu le grand nombre des obstacles que leur opposent les granules de verre et la petitesse des interstices que ceux-ci laissent entre eux. C'est le rôle de la couche inférieure de constituer un filtre parfait. Celui de la couche supérieure est tout différent. Quand les coupes flottent librement à la surface de la première couche, il peut arriver que quelques-unes d'entre elles, remontant le long de la paroi de l'entonnoir, soit par suite d'actions capillaires, soit seulement quand on ajoute de nouvelles gouttes des divers réactifs, restent adhérentes à cette paroi quand le niveau du liquide s'abaisse; elles sont alors rapidement détruites par la dessiccation. Mais lorsque, par l'addition de la couche supérieure, elles sont maintenues immobiles, cet accident ne peut plus se produire.

Outre ces avantages, l'emploi de la poudre de verre a encore pour effet de rendre plus lent l'écoulement des liquides, en sorte que quelques gouttes de chacun d'eux suffisent pour une opération. De plus, grâce aux actions capillaires qui s'exercent entre ses grains, ceux-ci demeurent toujours baignés par le dernier réactif employé; par suite, les coupes ne peuvent se dessécher quand, par oubli ou pour toute autre cause, l'appareil est abandonné longtemps à lui-même. Enfin, un autre avantage non moins pratique, c'est que la construction de l'appareil en est facilitée. On peut, en effet, employer une toile métallique à mailles moins fines, par conséquent plus résistante, et dont la soudure au verre n'a plus besoin d'être aussi parfaite.

Préparation de la poudre de verre. — On pile des morceaux de verre blanc dans un mortier, on fait passer le produit obtenu à travers un tamis formé d'une toile à mailles un peu plus grandes que celles de la toile employée pour le disque de l'appareil. On recueille ce qui passe, on a une poudre débarrassée des éléments trop gros, on la lave à l'eau, et on décante pour la débarrasser des éléments trop fins tenus en suspension. Elle est alors complètement préparée. La quantité nécessaire pour un appareil

étant très petite, et son usage n'étant limité que par suite des pertes qu'entraînent de nombreuses manipulations, on voit que cette préparation une fois faite, on n'a plus besoin d'y revenir de longtemps.

Il convient peut-être de dire les raisons qui m'ont fait choisir le verre pour la préparation de cette poudre.

C'est que seul, parmi toutes les substances auxquelles j'ai pu penser, le verre joint à une grande inaltérabilité la propriété de se décolorer, après l'action des réactifs colorants, par simple lavage à l'alcool. Or, cette propriété est presque indispensable. En effet, quand on renverse, dans un verre de montre, le contenu de l'appareil, la plupart des coupes flottant grâce à leur légèreté peuvent être obtenues à part, par simple décantation; mais il peut arriver que quelques-unes d'entre elles soient retenues par des grains de la poudre. Si cette dernière est complètement incolore, elles se détacheront alors comme autant de points colorés, et pourront être recueillies, échappant ainsi à une perte qui eût été certaine avec une poudre non décolorée.

Cet appareil, que l'on peut appeler *microplyne* (de πλύνω, je lave), est représenté (fig. 1) à la moitié de sa grandeur naturelle. Il repose sur un flacon à base élargie qui lui sert de support, en même temps qu'il reçoit les liquides à leur sortie de l'appareil.

Le microplyne m'a permis non seulement d'obtenir des coupes très petites, mais encore il m'a servi avec avantage dans la préparation de coupes de plus grande dimension. On sait quelle tendance fâcheuse les coupes minces et de grande surface ont à se plisser et à s'enrouler autour de l'instrument qui sert à les transporter d'un réactif dans l'autre. Pour éviter cet inconvénient et obtenir de telles coupes bien colorées et parfaitement étalées, je versais de la poudre de verre dans l'appareil, de façon à le remplir jusque dans sa portion évasée, et à fournir ainsi aux coupes un lit suffisamment large pour leur étalement complet. Comme l'alcool contracte, et parfois même crispe les tissus, j'ajoutais quelques gouttes

d'hypochlorite de soude qui les rendent turgescents, et c'est dans cet état que je les maintenais en versant une mince couche de poudre de verre au-dessus d'elles. Le reste de l'opération se fait de la même manière que dans le cas déjà décrit. En versant le contenu du microplyne dans un petit cristallisoir, on obtient les coupes prêtes à être montées. Si, parfois, quelques grains de verre adhéraient à leur surface, on les agiterait dans le liquide, ou on les en débarrasserait directement à l'aide d'un pinceau.

Les verres de montre dans lesquels je verse le contenu du microplyne sont placés sur un support spécial qui en assure la stabilité, et facilite ultérieurement la recherche des coupes.

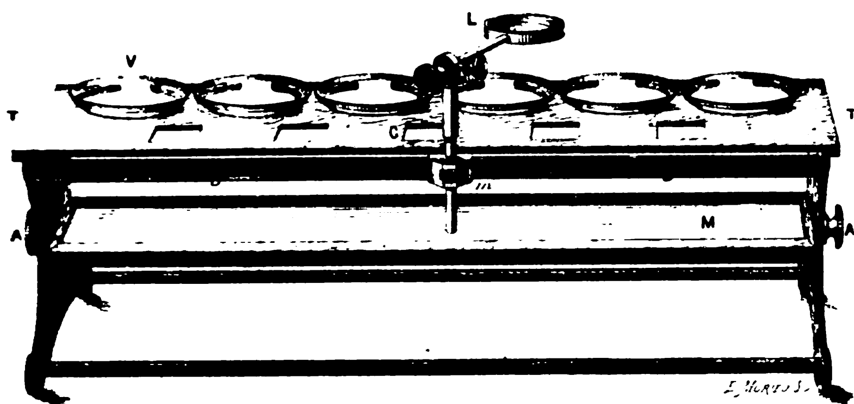


Fig. 3. — Microzète (appareil pour la préparation, la recherche et le montage des coupes). — T, table sur laquelle sont enchâssés les verres de montre V; L, loupe pouvant glisser sur la tige B au moyen de la manette *m*; M, miroir que l'on peut faire tourner à l'aide du bouton A; C, ouverture carrée pratiquée dans la table permettant d'éclairer la portion de la lame porte-objet qui doit recevoir les coupes (Gross. 1/3).

Ce support, que la figure 3 représente au tiers de sa grandeur naturelle, est constitué essentiellement par une table T, sur laquelle sont placés les verres de montre V, par un miroir M servant à éclairer ceux-ci, et par une loupe L servant à les examiner. La table présente six échancrures circulaires dans lesquelles s'adaptent autant de verres de

montre. Ceux-ci reposant par leur pourtour sont beaucoup plus stables que dans le cas où ils reposent simplement par une base centrale de faible étendue. Ils reçoivent, à travers ces larges échancrures, la lumière réfléchie par le miroir M.

Celui-ci présente deux faces, l'une blanche, l'autre noire; et comme il est mobile autour de l'axe AA, on peut éclairer à volonté avec la face blanche ou noire, suivant que les objets à examiner sont eux-mêmes colorés ou non. Cette mobilité permet, dans tous les cas, de le disposer de telle façon que la lumière soit reçue sous l'angle d'incidence le plus favorable. La loupe L sert à la recherche des coupes. Elle peut glisser à volonté tout le long de la tige BB qui la supporte. Il suffit de pousser d'un côté ou de l'autre la manette *m*, pour l'amener au-dessus du verre que l'on veut explorer. La table présente, en outre, des ouvertures carrées C. Ces ouvertures, au nombre de cinq, servent au montage des coupes. Pour cela, on place la lame de verre porte-objet sur l'ouverture la plus proche du verre de montre contenant les coupes à monter, de façon que le milieu de cette lame coïncide à peu près avec celui de l'ouverture. On place ensuite les coupes sur cet espace éclairé. Comme cette ouverture a des dimensions sensiblement égales à celles des lamelles ordinaires, elle trace le cadre dans lequel doivent être contenues les coupes. On s'assure, à l'aide de la loupe, que celles-ci sont bien étalées, avant de les recouvrir de la lamelle.

Le miroir est formé d'une glace, dont la face argentée est recouverte par une seconde glace de verre enfumé. De cette façon, il ne présente aucune partie susceptible d'être détériorée par la chute des réactifs. Tout le reste de l'appareil est en cuivre nickelé, par conséquent peu altérable.

Cet appareil peut servir, en outre, pour les dissections qui exigent d'ordinaire une loupe montée. Je l'ai employé pour la décortication des petites graines (*Euphorbia*, *Urtica*, etc.); aussi a-t-il été pour moi d'un usage constant dans ce travail. En raison de son principal but, cet appareil a reçu le nom de *microzète* (de ζήτω, je cherche).

II. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE L'APPAREIL LATICIFÈRE DANS LES EUPHORBIACÉES.

Je ne suivrai point dans cette étude l'ordre indiqué par la classification. Je placerai en première ligne le genre *Euphorbia*, car il présente les tubes laticifères les plus nombreux et les mieux caractérisés. C'est à ce genre qu'appartiennent la plupart des plantes qui m'ont fourni les divers types de développement de l'appareil laticifère.

Après avoir décrit avec détails le mode de développement propre à chacune des espèces que j'ai choisies, je résumerai l'histoire de ce développement en envisageant le genre tout entier. Ensuite j'étudierai successivement diverses espèces appartenant à d'autres groupes de cette famille. Pour la plus grande partie de ces dernières, je n'ai pu suivre les phases du développement embryonnaire, à cause de la difficulté que présente l'obtention des matériaux nécessaires pour cela. C'est par l'étude d'embryons déjà complètement formés que j'ai pu reconstituer, au moins dans ses lignes essentielles, le mode de développement de l'appareil laticifère qu'ils possèdent.

EUPHORBIA.

E. exigua. — Dans cette espèce, l'œuf se divisant successivement par une série de cloisons donne naissance à une petite masse cellulaire piriforme dont la portion allongée représente le suspenseur. Dans cette masse, on peut reconnaître (fig. 1, pl. I) une certaine orientation des cellules périphériques. Celles-ci forment deux assises superposées, assez nettement stratifiées; elles entourent des cellules polyédriques, parmi lesquelles on ne rencontre aucune disposition spéciale. Le cloisonnement se poursuivant, la couche périphérique acquiert une troisième assise, on voit déjà en (*c*) le début de cette formation. Quand cette troisième assise est constituée,

la masse centrale commence à montrer les premières traces de différenciation qui apparaissent parmi ses cellules. Certaines d'entre elles ayant atteint la taille à laquelle les autres se divisent par une cloison ne se cloisonnent pas et continuent de grandir, en même temps que leur contenu devient plus réfringent que celui des cellules voisines. Cette différenciation, très faible d'abord, s'accentue peu à peu.

Si, dans un embryon arrivé à ce stade, on fait une coupe perpendiculaire à l'axe passant par le suspenseur, c'est-à-dire suivant le plan horizontal ou transversal, on obtiendra l'aspect que représente la figure 2. Ces cellules spéciales se voient en (*a*, *b*, *c*, *d*). Elles sont au nombre de quatre, accolées deux à deux. L'une d'elles (*a*) offre une différence de taille déjà bien marquée. En examinant cette figure avec attention, on s'aperçoit que d'autres cellules présentent une différenciation analogue, quoique moins accentuée. Ce sont les quatre cellules (*e*, *f*, *g*, *h*) disposées par paires comme les précédentes. Cela porte donc à huit leur nombre total. Ces huit cellules constituent la première ébauche de l'appareil laticifère. Pour les distinguer dès leur origine, nous les appellerons les *cellules initiales de l'appareil laticifère*, ou plus brièvement les *cellules initiales* et même simplement les *initiales*.

Pendant que s'accomplit cette première différenciation, la quatrième assise périphérique commence à se former. Quand les initiales sont devenues bien distinctes comme telles, l'embryon de l'*E. exigua* présente une structure encore très simple. Une couche périphérique de cellules assez nettement stratifiées y entoure une masse centrale. Cette couche périphérique, formée de quatre assises, représente l'écorce; à son intérieur est le cylindre central, constitué par une masse cellulaire homogène et par les huit initiales. Celles-ci se trouvent donc placées à la périphérie du cylindre central, sur un cercle limité par l'assise interne de l'écorce.

Elles sont groupées deux à deux en quatre points symétriques par rapport au plan cotylédonaire. Ce plan, parallèle à celui des cotylédons, se reconnaît déjà aux légères échan-

crures que l'on aperçoit au milieu du bord supérieur et surtout au milieu du bord inférieur (e') de la figure. La ligne menée par ces deux échancrures en leur milieu est la trace du plan considéré. On voit que les initiales sont disposées symétriquement de part et d'autre de cette ligne. Les deux paires d'un même côté sont séparées entre elles par une seule cellule, tandis qu'elles sont séparées de celles du côté opposé par trois cellules à la partie inférieure de la figure et par deux seulement à sa partie supérieure. Ces éléments cellulaires qui les séparent formant avec elles un cercle complet sont d'ailleurs semblables aux autres cellules de la masse centrale.

Tel est l'état initial de l'appareil laticifère dans l'embryon de l'*E. exigua*.

Le développement se poursuivant, la différenciation des initiales s'accuse davantage, en même temps que tendent à disparaître les différences de taille qu'elles présentaient au début. Les autres cellules s'accroissent aussi, mais leur taille étant limitée, quand cette limite est atteinte, elles se cloisonnent, augmentant surtout par le nombre. Ce qui caractérise absolument les initiales, c'est que seules parmi toutes les autres cellules elles peuvent continuer à s'accroître toujours sans jamais se cloisonner.

A un stade un peu plus avancé que celui précédemment représenté, la différenciation est, on le voit (fig. 3), très marquée. Les deux paires d'initiales d'un même côté sont maintenant séparées entre elles par deux cellules, et de celles du côté opposé par trois. Le nombre des cellules séparatrices complétant le cercle dont dérivent les initiales s'est donc accru, tandis que ces dernières sont toujours au nombre de huit. Ce nombre demeure désormais constant non seulement pendant la formation de l'embryon, mais encore pendant toute la durée du développement de cet embryon en plante adulte.

Chacune des initiales s'est accrue dans le sens radial, mais c'est surtout dans la direction tangentielle que leur allon-

gement paraît prédominer, ainsi qu'en témoigne l'initiale (*i*) qui envoie déjà un prolongement (*p*) entre les cellules voisines. Outre leur taille plus grande, ces éléments se distinguent encore par un léger épaississement de leur paroi, qui se traduit par une coloration plus foncée. Si l'on examinait la coupe que représente cette figure avant de l'éclaircir par les réactifs, on verrait les initiales indiquées par des taches dues à la réfringence spéciale de leur contenu. Mais ces taches paraîtraient au nombre de quatre seulement et l'opacité de leur contenu pourrait empêcher de distinguer la cloison qui sépare entre elles les initiales de chaque paire.

L'embryon a acquis à ce moment une longueur notable, aussi peut-il fournir un certain nombre de coupes transversales superposées. Or, parmi ces coupes, on ne constate que sur une seule la présence des initiales. Ce fait nous indique que leur lieu d'origine se trouve localisé à un certain niveau dans le plan transversal. Pour connaître ce niveau et déterminer ainsi la situation exacte des éléments que nous étudions, il nous faut recourir à l'examen de coupes longitudinales. Celles-ci nous montrent, ainsi que nous l'avons déjà vu (fig. 1), que dès le début de sa formation l'embryon est constitué par une masse sphérique suspendue par un petit prolongement conique qui est le suspenseur, ce qui donne à l'ensemble un aspect piriforme.

A un stade plus avancé, correspondant à peu près à celui représenté en coupe transversale (fig. 2), l'aspect est encore piriforme (fig. 3), seulement l'extrémité renflée, au lieu d'être arrondie comme précédemment, présente deux petites saillies séparées l'une de l'autre par une échancrure. Sa forme rappelle tout à fait celle d'un cœur de carte à jouer selon l'expression de M. Schmalhausen. Ces deux saillies représentent les deux cotylédons au début de leur formation; l'échancrure située entre elles correspond au futur cône végétatif. C'est cette échancrure qui se traduit sur les coupes transversales et que nous avons déjà indiquée sous le nom d'échancrure cotylédonaire. L'écorce paraît assez

nettement séparée de la masse centrale, au moins dans la région inférieure ou voisine du suspenseur. Une ligne légèrement accentuée (*l*), correspondant à un épaississement un peu plus avancé des parois cellulaires et à leur alignement régulier, indique de chaque côté cette séparation. A l'extrémité supérieure de ces lignes, on voit des cellules (*i*) un peu plus grandes que les autres dont le contour est plus fortement accusé. Chacune de ces cellules est une initiale. Elles sont accolées dans toute leur hauteur à la face interne de l'écorce. Les autres cellules, situées entre ces deux initiales et l'échancrure du bord supérieur, sont encore à l'état de méristème. Celles que limitent les lignes (*l*) constituent dans leur ensemble le cylindre central, mais la seule différenciation qu'elles présentent est une tendance à l'allongement dans le sens de l'axe. L'écorce ne présente pas de différence notable parmi ses cellules, les saillies cotylédonaires sont elles-mêmes formées par un tissu encore homogène.

Ainsi, il résulte de cette étude que la première différenciation qui apparaît dans l'embryon est due aux cellules initiales de l'appareil laticifère. Celles-ci peuvent même acquérir une taille beaucoup plus grande que celle des autres cellules avant que ces dernières indiquent leur destinée future (vaisseau, tube criblé, fibre, etc.) par une modification quelconque.

Nous pouvons, à présent, définir exactement leur situation primitive dans cet embryon. Au nombre de 8, ces initiales apparaissent sur un cercle placé à la périphérie du cylindre central, limité extérieurement par trois assises corticales. Le plan de ce cercle coïncide avec le plan horizontal mené à travers la quatrième assise cellulaire comptée à partir du sommet. Comme ce plan coïncide, d'ailleurs, avec la base d'insertion des cotylédons, pour le distinguer nous l'appellerons désormais le *plan nodal*.

A un stade ultérieur, la forme de l'embryon s'est encore allongée (fig. 5). Chaque initiale a émis, à sa partie supé-

rieure, un prolongement qui s'insinue entre les cellules de la saillie cotylédonaire, et s'allonge en même temps que celles-ci se multiplient rapidement. La coupe représentée par cette figure est menée dans le plan perpendiculaire au plan cotylédonaire et parallèle à l'axe. Une coupe menée dans ce plan et passant par l'axe ne comprendrait pas les éléments qui nous occupent, ainsi qu'on le constatera facilement en se reportant à la figure 3. Les cellules initiales (*i*, fig. 5), montrent, à leur partie supérieure, le prolongement *p*, qu'elles envoient à l'intérieur du cotylédon. Ce prolongement croissant entre des cellules déjà formées prend un contour quelque peu irrégulier ; mais, d'une manière générale, il va en s'effilant depuis son origine jusqu'à son extrémité (*e*).

Après avoir émis ce prolongement, l'initiale en produit un autre à peu près semblable à sa partie inférieure. Celui-ci s'allonge en suivant, sur son côté interne, la ligne de séparation du cylindre central et de l'écorce ; mais il conserve toujours un certain retard par rapport au premier. Comme on le voit sur la figure, il est à peine indiqué en *p'*, alors que l'autre a atteint déjà une longueur égale à celle de trois à quatre cellules. Le tissu de l'embryon est encore assez homogène ; cependant le cylindre central est bien délimité, et ses éléments présentent un allongement très net.

Ces prolongements ne sont pas les seuls que nous ayons à considérer. Nous avons déjà indiqué la tendance qu'ont les cellules initiales à s'allonger en direction tangentielle dans le plan transversal ou nodal. Cette tendance se réalise, et très vite leur accroissement dans ce sens prend une importance très grande. C'est ce que montre la figure 6, qui représente une coupe passant par le plan nodal d'un embryon ayant atteint un stade un peu plus avancé que celui représenté dans le même plan (fig. 3). En *i*,*i*, sont les initiales ; elles se continuent de part et d'autre par un prolongement qui atteint parfois un diamètre égal au leur, mais qui est en général un peu plus étroit. Dans ce cas, la cellule

initiale peut se distinguer, grâce au renflement qu'elle présente, et que nous désignerons sous le nom de *renflement primitif*. Toutefois, la cellule initiale n'existe plus en tant que partie distincte; elle est devenue un petit système tubulaire formé de quatre branches en croix, et si nous cherchons à distinguer dans ce système un renflement primitif, c'est que ce renflement nous indiquera dans la suite le lieu d'origine du tube laticifère tout entier. Ces derniers prolongements s'insinuant à leur tour entre les cellules voisines s'allongent rapidement, et bientôt ils chevauchent les uns à côté des autres dans le plan nodal, et s'insinuent entre eux de façons diverses, en sorte que leur ensemble constitue une sorte d'anneau entourant la portion centrale formée d'un tissu encore sensiblement homogène. C'est quand on examine une pareille coupe avant l'action des réactifs que l'on a l'illusion d'un anneau tubulaire véritable. se détachant en clair sur le fond plus sombre constitué par le tissu cellulaire qui l'entoure. En réalité, ces prolongements ne font que s'accoler entre eux sans se fusionner; aussi n'y a-t-il point d'anneau, mais une série de tubes isolés chevauchant plus ou moins les uns à côté des autres, et même les uns sur les autres, disposés de façon à former, par leur ensemble, un cercle complet.

Ce cercle est d'ailleurs compliqué, et comme cette complication augmente avec le développement, il convient, pour la clarté de la description, de considérer chaque initiale séparément, et de la suivre jusqu'à son développement complet dans le plan nodal. Ayant vu, à l'aide des figures précédentes, la marche progressive suivie par ces éléments dans leur développement, nous allons, pour plus de simplicité, les suivre dans cette marche à l'aide de la figure 8, qui représente le plan nodal d'un embryon complètement formé.

Considérons, par exemple, la cellule initiale dont le renflement primitif est en 1. De ce renflement part un prolongement de grand diamètre, qui se dirige en haut (1) et à

(1) Les termes : haut, gauche, se rapportent exclusivement à la figure 8

gauche, décrivant un arc à la périphérie du cylindre central. Après avoir suivi ce contour pendant près du quart de la circonférence, il donne un rameau dirigé vers l'extérieur (1′). Ce rameau traverse l'écorce en se frayant un passage entre ses cellules; puis, arrivé à l'assise sous-épidermique, il se coude brusquement, et disparaît au-dessous du plan nodal; nous verrons tout à l'heure ce qu'il devient. Après avoir donné ce rameau, le prolongement continue son chemin en décrivant un arc qui fait suite au premier, puis donne un second rameau (1″), qui se porte plus ou moins obliquement vers l'extérieur, entre les cellules corticales, et se coude aussi brusquement à l'intérieur de l'assise sous-épidermique, pour s'enfoncer au-dessous du plan nodal; nous le retrouverons, lui aussi, tout à l'heure. Après la formation de ce second rameau, le prolongement s'infléchit à son tour vers l'extérieur, pénètre entre les cellules de l'écorce, arrive au contact de l'assise sous-épidermique, et s'insinuant entre deux cellules de cette assise, il disparaît à son tour de la même manière que les deux rameaux précédents. Son diamètre s'est réduit peu à peu, et dans la dernière partie de son trajet (1‴) il offre un aspect identique à celui des deux rameaux qu'il a produits, de sorte que si l'on considérait ces rameaux sans avoir suivi leur mode de développement, on serait fort en peine de retrouver l'ordre de leur formation.

Revenons au renflement primitif (1) de cette cellule laticifère, et suivons le prolongement qu'elle donne dans la direction opposée au précédent. Nous verrons celui-là disparaître bientôt, caché sous la cellule initiale voisine; mais on peut le revoir en (1^1), où il émet un rameau qui, se dirigeant à travers l'écorce, va disparaître sous l'assise sous-épidermique. Il émet un second rameau (1^2), qui va gagner la même assise corticale; enfin, il disparaît lui-même comme ses deux rameaux, présentant, d'ailleurs, le même aspect (1^3) que nous avons indiqué pour le premier prolongement.

considérée isolément. Les expressions : au-dessous du plan nodal, vers le bas, se rapportent à l'embryon dont la partie inférieure est la radicule.

Ainsi, dans le plan nodal, la cellule initiale considérée a produit, en définitive, 6 rameaux, qui viennent tous au contact de l'assise sous-épidermique, à l'intérieur de laquelle ils s'enfoncent vers le bas, disparaissant alors du plan nodal. En suivant pareillement chaque initiale à partir de son renflement primitif, nous verrons que leur disposition est semblable à la précédente.

En effet, le renflement initial (2) se continue à droite par un fort prolongement qui décrit un arc assez long, puis passe par-dessus d'autres prolongements, et émet un premier rameau qui s'engage entre les cellules de l'écorce, et se comporte exactement comme les précédents quand il arrive à l'assise sous-épidermique. Continuant son trajet à la périphérie du cylindre central, il donne bientôt un second rameau qui se comporte comme le premier; et enfin, un peu après, il disparaît lui-même de cette façon. Du côté opposé, le renflement primitif se prolongeant passe au-dessous de l'initiale voisine (8), sous laquelle il disparaît pour reparaître de nouveau en (2') où il émet un premier rameau, continue son trajet circulaire caché sous les prolongements voisins, redevenant de nouveau visible en (2'') où il disparaît à la façon habituelle. Partant du renflement primitif (3), nous suivrons son prolongement qui recouvre en partie le renflement (1), puis se place au côté externe de son renflement, donnant vers l'extérieur un premier rameau en (3'), puis un second en (3''), s'infléchissant ensuite lui-même (3''') pour gagner l'assise sous-épidermique. Le prolongement opposé est visible sur un plus long parcours, après lequel il passe sous le prolongement (2), donnant alors un premier rameau que l'on voit en (3^1), puis un second rameau en (3^2), et se continue lui-même en (3^3) à la façon ordinaire. Le renflement initial (4) est seul visible; ses prolongements sont cachés à leur naissance par ceux de (3) et de (5); mais on revoit l'un d'eux à droite (4'''), qui donne les rameaux (4' et 4''); l'autre est en grande partie caché, on voit ses rameaux en $(4^1$ et $4^2)$. Le renflement initial (5) est en partie

caché ; on aperçoit l'un de ses prolongements au côté externe de (3), au moment où il vient d'émettre un premier rameau (5') ; il en émet un second (5") se continuant lui-même en (5'''). Le second prolongement de (5) n'est pas bien visible (5^2) sur la figure, mais on voit un de ses rameaux en (5^1). Le renflement initial (6) se continue, d'une part, par un prolongement qui se voit nettement dans sa presque totalité ; au-dessous de (1), il donne un premier rameau (6'), puis un peu plus loin un second, (6"), qui a un trajet un peu récurrent et se continue en (6'''). Par contre, d'autre part, le prolongement s'enfonçant sous (1) et (3), ne peut pas être suivi sur cette figure. L'un des prolongements du renflement (7) s'enfonce sous (5) et disparaît ; mais on voit en (7') et (7") les deux rameaux qui en proviennent, et en (7''') sa continuation directe ; on ne voit le prolongement opposé qu'en (7^3) et ses deux rameaux sont bien distincts. Enfin, le renflement (8) se continue nettement d'un côté en donnant d'abord le rameau (8') puis passe au-dessous de (4) en décrivant un coude, et se revoit en (8") et (8''') ; on ne peut suivre longtemps son prolongement opposé, car il disparaît sous (6) et (1) ; mais on peut le revoir en (8^2), et suivre en (8^1) le rameau qui en provient.

J'ai cru devoir décrire complètement la disposition de l'appareil laticifère dans le plan nodal, malgré les répétitions nombreuses que cela entraîne, car de sa connaissance exacte dépend la compréhension du système laticifère tout entier. Cette disposition est d'ailleurs constante, les variations individuelles qui peuvent se présenter portent seulement sur le nombre des rameaux.

Afin de distinguer entre eux les divers prolongements émis par les renflements primitifs, nous désignerons ceux que nous venons de décrire dans le plan nodal sous le nom de *prolongements nodaux*. En se ramifiant, ceux-ci donnent un grand nombre de tubes nodaux qui s'enfoncent dans l'assise sous-épidermique. Pour savoir ce que deviennent ces tubes, il nous faut maintenant suivre l'un d'eux sur une coupe longitudinale.

Nous le verrons alors (fig. 1, pl. II) traverser l'assise sous-épidermique, gagner la face interne de l'épiderme et se diriger verticalement vers la radicule en lui restant accolé exactement sur un long parcours (*t*). Parvenu à une distance de la base d'insertion de la coiffe égale à la longueur de trois cellules corticales, il s'infléchit vers le centre, traverse de nouveau l'assise sous-épidermique et reprend sa direction verticale en restant accolé à sa face interne jusqu'à sa terminaison.

Comme ce tube a un trajet très régulier dans le plan vertical, on peut le suivre dans toute sa longueur. Son diamètre, sensiblement uniforme dans la première moitié de son parcours, diminue graduellement dans sa seconde moitié pour devenir très étroit à son extrémité. Celle-ci arrive jusqu'au voisinage immédiat des cellules cubiques du méristème.

La paroi de ce tube, comme celle du rameau nodal, est un peu épaissie, aussi sa coloration tranche-t-elle sur le reste de la coupe; elle est sensiblement rectiligne dans sa moitié supérieure, mais dans la moitié inférieure, en même temps qu'elle s'amincit, elle cesse d'être rectiligne pour offrir une trace très sinueuse. Les autres rameaux du plan nodal se comportent comme celui-ci. Tous gagnent la face interne de l'épiderme, s'infléchissent un peu avant d'arriver à la base d'insertion de la coiffe et continuent leur trajet, accolés à la face interne de l'assise sous-épidermique jusque dans le méristème radiculaire. Leur diamètre subit une diminution semblable, leur extrémité est aussi effilée. Il suffit d'ailleurs de jeter les yeux sur le côté droit de la figure pour voir en (*t'*) un autre de ces tubes et se convaincre qu'il offre un aspect identique au précédent; il est vrai qu'à sa partie supérieure il présente en outre un prolongement (*p*) qui se dirige à l'intérieur du cotylédon, en suivant la face interne de l'épiderme, mais nous reviendrons sur ce fait en décrivant l'appareil laticifère dans les cotylédons.

Pendant que les prolongements nodaux se développent

ainsi, les autres prolongements issus des renflements primitifs poursuivent leur croissance. Les prolongements inférieurs, côtoyant toujours la périphérie du cylindre central, gagnent la région radiculaire et parviennent jusqu'à son sommet, qu'ils atteignent même un peu plus tôt que ne le font les tubes nodaux. Leur extrémité arrive parfois au contact des cellules initiales de la radicule et s'y maintient pendant toute la durée de la croissance. Chez l'embryon complètement développé, comme celui que représente la figure 1, on peut suivre très bien l'un de ces prolongements (T). Il limite exactement le cylindre central dans toute sa longueur. Son diamètre, uniforme dans la portion hypocotylée de l'axe embryonnaire, est égal à celui des tubes nodaux dans la même région; dans sa portion radiculaire, il diminue peu à peu jusqu'à son extrémité, qui est aussi très étroite. Sa paroi, dans son épaississement et dans son contour, présente les mêmes particularités que celles des tubes précédents. Le renflement primitif (R) d'où il provient est peu distinct sur la figure, parce que la coupe ne l'atteint pas en son milieu et que d'autre part ce prolongement (T) se continue en haut directement avec le prolongement supérieur (*c*) issu du même renflement primitif. Laissons de côté pour l'instant ce prolongement supérieur et achevons la description de l'appareil dans l'axe de l'embryon. Du côté droit de la figure, la limite du cylindre central est indiquée pareillement par un tube (T′) identique au précédent, issu du renflement primitif d'une autre initiale.

L'aspect présenté par cette figure n'est pas exclusif au plan longitudinal perpendiculaire au plan cotylédonaire, on le retrouve dans tout plan longitudinal passant par deux renflements primitifs opposés. Si nous nous rappelons qu'il y a huit de ces renflements, nous en conclurons tout de suite qu'il y a au moins huit de ces tubes limitant le cylindre central dans toute sa longueur.

C'est ce que confirmera l'examen d'une coupe transversale faite à un niveau quelconque au-dessous du plan

nodal. La figure 2 (Pl. II), qui représente une coupe horizontale passant par la ligne AB (fig. 1), est très démonstrative à cet égard. Au centre, on voit une masse de petites cellules constituant le cylindre central, à la périphérie duquel se trouvent les sections (T) de ces huit prolongements. Ces sections sont disposées en cercle à la face interne de l'endoderme (*e*). L'écorce est formée de cellules qui montrent une tendance à s'arrondir, et sous l'épiderme on trouve un nouveau cercle formé par les sections des tubes issus des prolongements nodaux. Ces sections (*t*) ont une forme circulaire qui les fait aisément reconnaître, outre la coloration plus foncée de leur paroi. Toutefois certains tubes sous-épidermiques pressés entre les cellules voisines donnent sur la coupe l'aspect d'un triangle curviligne (*t'*). Ce qui frappe dans cette figure, c'est la disposition tout à fait régulière que présentent ces éléments, disposition d'autant plus frappante qu'on est habitué à leur attribuer un mode de répartition presque désordonné.

Mais si l'on considère la coupe passant immédiatement au-dessus de la base d'insertion de la coiffe, c'est-à-dire suivant la ligne A'B' de la figure 1, on trouvera une disposition différente (fig. 3). Les huit tubes internes (T) auront conservé la même disposition, mais les tubes externes (*t*) paraîtront disséminés irrégulièrement à la périphérie de l'écorce. Cette apparence s'explique facilement, mais il est bon d'être prévenu du fait pour ne pas leur donner ce caractère au cas où l'on n'examinerait qu'une seule coupe faite à ce niveau. Nous savons, en effet, que vers cette région les tubes quittent l'épiderme pour se placer à l'intérieur de l'assise sous-épidermique, qui devient l'assise subéreuse dans la racine. Or, leur courbure peut ne pas se faire pour tous rigoureusement au même niveau ou bien la coupe obtenue peut n'être pas exactement horizontale ; dans l'un ou l'autre cas, cette irrégularité tient à ce qu'ils ont été surpris par la coupe considérée en des points différents de leur courbure.

Si on les examine au-dessous de la base d'insertion de la coiffe, à l'aide d'une coupe faite suivant A″B″ (fig. 1, Pl. II) on les verra (fig. 9, Pl. I) de nouveau disposés en un cercle régulier à l'intérieur de l'assise subéreuse (A). Ils paraissent séparés de l'extérieur par plus de deux assises, mais la rangée externe formée de petites cellules appartient à la coiffe et plus bas encore ils en seraient séparés par un plus grand nombre d'assises surajoutées dues à la coiffe qui devient de plus en plus épaisse vers son sommet. Les tubes internes (T) sont séparés de l'endoderme (*e*) par l'assise péricyclique, mais en réalité ils s'intercalent entre les files verticales des cellules péricycliques, de façon à venir parfois au contact de l'endoderme, ainsi que le montre la figure 1 (Pl. II). Les sections de ces tubes ne sont plus circulaires, comme elles l'étaient dans la région hypocotylée, mais en forme de triangle curviligne et deviennent de plus en plus petites à mesure qu'on s'approche davantage de leur extrémité.

Telle est la disposition de l'appareil laticifère dans l'axe de l'embryon de l'*E. exigua*. On voit que cet appareil est formé de deux systèmes distincts : l'un intérieur, situé à la périphérie du cylindre central, l'autre extérieur, placé à la périphérie de l'écorce. Pour distinguer plus commodément les tubes appartenant à l'un ou à l'autre des deux systèmes, nous appellerons ceux du premier *tubes centraux*, et ceux du second *tubes corticaux*. En partant des renflements primitifs, nous aurons donc, d'une part, les prolongements inférieurs qui donnent les tubes centraux, et d'autre part les prolongements nodaux qui, arrivés à la périphérie de l'écorce, se continuent par les tubes corticaux.

Les prolongements supérieurs, de leur côté, s'accroissent beaucoup; ils atteignent l'extrémité des cotylédons, et suivent celle-ci dans son développement en se ramifiant dans toute leur longueur. Nous les appellerons donc les prolongements ou *tubes cotylédonaires*. On peut suivre un de ces tubes dans un embryon complètement développé (fig. 1,

pl. II) sur toute sa longueur. Partant du renflement primitif (R'), il s'élève en gagnant l'assise sous-épidermique de la face externe des cotylédons, et continue sa marche ascendante jusqu'au sommet de ce dernier, en donnant un certain nombre de branches sur son trajet. Trois de ces branches (*b*, *b'*, *b"*) naissent de sa face interne, et après avoir décrit un faible parcours dans le plan de la coupe représentée par la figure, se coudent à angle presque droit et vont, après un trajet plus ou moins irrégulier, se terminer au contact de l'épiderme. Une autre (*b'"*) part de sa face externe, et se coude aussitôt sous l'épiderme. Ce sont les seules que l'on puisse voir sur cette figure. Ce prolongement cotylédonaire offre un diamètre un peu plus grand que celui des tubes centraux, mais lui aussi diminue graduellement, et se termine après un court trajet irrégulier au contact de l'épiderme. Chacune des branches qu'il fournit présente un diamètre inférieur au sien, et qui va lui-même en décroissant vers leur extrémité.

Ces branches, à leur tour, peuvent produire des rameaux d'un calibre plus faible, et qui, eux aussi, vont se terminer sous l'épiderme par des extrémités grêles. Toutefois, ces rameaux ne sont pas effilés à la manière d'une aiguille, leur cavité demeure toujours distincte; mais, comprimés par les cellules qui les entourent, ils prennent souvent une forme franchement triangulaire, comme le montre leur section (fig. 2, *s*). D'autres fois, au contraire, cette extrémité pénétrant dans un espace intercellulaire, peut se dilater un peu en le remplissant. Le prolongement que nous venons de suivre marchait isolément à travers le parenchyme. Celui que l'on voit dans le cotylédon, placé à gauche de la figure 1, suit dans son ensemble un trajet analogue, seulement il est étroitement associé au faisceau cotylédonaire. Il se ramifie, lui aussi, mais les rameaux qu'il fournit ne sont bien visibles que dans le plan perpendiculaire à celui de la coupe; nous les retrouverons tout à l'heure sur une autre figure. Son diamètre va aussi en diminuant à mesure qu'il s'élève; sa paroi, lé èrement épaissie comme celle de toutes les autres

parties de l'appareil, suit une ligne assez droite, le faisceau ayant lui-même une direction rectiligne. A la partie supérieure, on voit le faisceau disparaître; en ce point, le tube se courbe à angle presque droit, disparaît à son tour, allant, après un parcours un peu irrégulier, se terminer à la façon ordinaire contre l'épiderme.

Examinons maintenant une coupe transversale faite à peu près au milieu de la longueur d'un cotylédon; nous verrons (fig. 4), de part et d'autre du faisceau principal, la section circulaire d'un tube (*c*); c'est celui que nous venons de voir accompagner le faisceau dans sa plus grande longueur. Un peu éloigné du faisceau, et de part et d'autre encore, se montre la section pareillement circulaire d'un autre tube (*c'*); c'est le prolongement que nous avons suivi à droite dans la coupe longitudinale (fig. 1). Il y a donc, dans chaque cotylédon, 4 prolongements issus directement des renflements primitifs. Ces prolongements parcourent le cotylédon dans toute sa longueur; deux d'entre eux accompagnent le faisceau sur son bord latéro-externe; les deux autres, placés latéralement à quelque distance du faisceau, traversent le parenchyme. Nous pouvons voir ici quelques-uns des rameaux signalés tout à l'heure. L'un d'eux part du tube fasciculaire (*c*) à angle droit, et marchant dans le plan horizontal, longe le côté du faisceau; arrivé à l'assise sous-épidermique, il donne une branche (*b*¹) qui court en se rétrécissant beaucoup sous cette assise, et continue à contourner le faisceau qu'il embrasse étroitement. On voit en (*b'*) un autre de ces rameaux qui a un trajet analogue. Il résulte de cette disposition que les prolongements fasciculaires sont ainsi mis en relation encore plus étroite avec le faisceau qui les accompagne. Outre ces rameaux, on voit çà et là, entre les cellules du parenchyme, les sections des diverses branches qui sillonnent le tissu cotylédonaire. Ces sections (*s*) sont facilement reconnaissables à leur forme, à peu près régulièrement circulaire pour les tubes les plus gros, subtriangulaire ou même triangulaire pour les plus petits. Ces dernières sec-

tions se trouvent sous l'épiderme, ce qui confirme ce que nous avons déjà indiqué de la terminaison des tubes au contact de ce tissu.

Outre les 4 tubes principaux issus directement des renflements primitifs, les cotylédons reçoivent encore d'autres branches provenant des prolongements nodaux. Nous avons déjà mentionné une de ces branches (fig. 1, *p*); elle suit, contre l'épiderme, un trajet plus ou moins sinueux et plus ou moins long avant sa terminaison. Les sections sous-épidermiques qu'on rencontre sur les coupes transversales faites à la base des cotylédons, sont celles de tubes analogues; celles que l'on rencontre sur les coupes transversales faites à un niveau supérieur appartiennent à des rameaux issus des branches centrales.

En résumé, les cotylédons sont parcourus, dans toute leur longueur, par quatre *tubes cotylédonaires* issus directement des renflements primitifs, et par un plus grand nombre de branches plus courtes émanées des prolongements nodaux. Les uns et les autres, mais surtout les premiers, se ramifient diversement, et leurs rameaux, après avoir sillonné le parenchyme en tous sens, vont se terminer au contact de l'épiderme.

Enfin, il nous reste à considérer un quatrième système de prolongements fournis par les renflements primitifs. Ceux-là naissent sur la face interne de ces derniers; mais ils n'apparaissent que tardivement, et ne prennent, dans l'embryon, qu'un très faible développement. Ils sont grêles, et après un court trajet très sinueux, ils vont se terminer à l'intérieur du cône végétatif, toujours séparés de l'épiderme de celui-ci par deux ou trois assises. On les voit en G (fig. 1, pl. 2, et fig. 8, pl. 1). Nous les désignerons sous le nom de *prolongements gemmulaires*, en raison de leur destination. Ils ne tiennent qu'une petite place dans la description de l'appareil laticifère de l'embryon; toutefois leur importance est considérable, car ce sont eux qui, à la germination, vont prendre un accroissement rapide, et fournir tout le système

laticifère que possèdent, à l'état adulte, la tige et ses annexes.

E. Peplus. — Cette espèce a été étudiée par M. Schmalhausen (1), mais la description qu'il en donne est inexacte en divers points et incomplète en d'autres. Aussi convient-il de la reprendre complètement. Les premiers développements de l'œuf, semblables à ceux de l'*E. exigua*, donnent une masse piriforme (fig. 5, pl. I), à l'extrémité renflée de laquelle se forment bientôt les deux saillies cotylédonaires. C'est au moment où débute cette formation qu'apparaît la première différenciation de l'appareil laticifère.

Si l'on fait une coupe perpendiculaire à l'axe de l'embryon arrivé à ce stade, en la faisant passer un peu au-dessous de la base d'insertion des saillies cotylédonaires, on constate (fig. 6) que l'écorce est formée de trois assises. Celles-ci entourent le cylindre central, qui est composé d'une masse de cellules, parmi lesquelles on en peut distinguer quelques-unes plus grandes que les autres. Ces cellules (*i*), situées à la face interne de l'écorce, sont au nombre de 8, accolées deux à deux. Ces 8 cellules sont les initiales de l'appareil laticifère. Leur nombre est donc égal à celui que nous avons trouvé chez l'*E. exigua*; leur disposition est aussi à peu près semblable. Leur taille est notablement supérieure à celle des cellules qui les entourent, et leur paroi présente une coloration très légèrement accentuée. Les deux paires d'initiales d'un même côté sont séparées par une cellule à gauche de la figure, par deux à droite; celles d'un côté sont séparées de celles de l'autre par trois cellules en haut et par deux seulement en bas. Ces cellules séparatrices, qui complètent le cercle formé par les initiales, sont semblables à leurs voisines constituant la masse centrale.

Cet état initial paraît être l'état typique chez l'*E. Peplus*. Cependant, d'après M. Schmalhausen, il n'y aurait que quatre cellules initiales dans cette espèce. Il se peut que dans cer-

(1) *Loc. cit.*

tains cas une seule cellule se développe au point où d'ordinaire se montrent deux cellules accolées, mais ce fait, alors, ne se produit pas à la fois aux quatre points d'origine, en sorte que le nombre des initiales reste toujours supérieur à quatre. Ce qui permet d'expliquer l'erreur de M. Schmalhausen c'est que la situation relative de ces initiales ne demeure pas constante. Ces cellules en effet ne deviennent bien distinctes que quand leur taille surpasse notablement celle des cellules qui les entourent. Or, suivant le sens du plus grand accroissement pris par l'une et par l'autre au début, elles paraissent sous des aspects très différents.

Elles peuvent être situées exactement côte à côte dans le plan transversal et alors elles sont visibles toutes les deux sur la coupe et la cloison qui les sépare peut se distinguer. Mais si l'une des deux prédomine dans ce plan, l'autre s'allongeant au contraire dans le plan perpendiculaire, il en pourra résulter une superposition plus ou moins complète, de sorte que sur une coupe transversale mince, on n'aura qu'une seule des deux cellules ; sur une coupe épaisse on pourra les avoir toutes les deux, mais leur superposition empêchera de les distinguer. Il faudrait, pour démontrer leur existence dans ce cas, une coupe longitudinale. C'est ce qu'on voit bien sur la figure 8 (pl. III) qui représente une telle coupe. A droite, dans cette figure, on trouve une seule initiale (*i*), ce qui indique que là l'autre initiale est placée à côté de celle-ci dans le plan transversal, mais à gauche on aperçoit les deux initiales distinctes (*i*, *i'*). Elles ne sont pas complètes sur cette coupe, car en même temps qu'elles étaient ainsi à demi superposées, elles chevauchaient en outre un peu côte à côte. Par suite du progrès de leur croissance, il devient de plus en plus difficile de reconnaître le contour appartenant à chacune d'elles. On peut aussi faire la même constatation sur des coupes longitudinales tangentielles (fig. 9, pl. III, *i*, *i'*). Nous ferons d'ailleurs remarquer, ainsi que nous l'avons déjà fait au sujet de l'*E. exigua*, que si l'on examine de telles coupes avant l'action des réactifs ou après

un éclaircissement incomplet, les initiales sont indiquées au milieu des autres cellules plus sombres, par des taches claires, seulement ces taches se confondent deux à deux, et il en résulte l'apparence de quatre taches seulement, ce qui conduit à admettre l'existence du même nombre d'initiales. Dans la figure représentée, les huit initiales sont bien distinctes ; nous avons obtenu un grand nombre de pareilles coupes où les huit initiales se montrent d'une façon non moins évidente.

Ici, comme chez l'*E. exigua*, cette disposition ne s'observe que sur une seule coupe transversale, ce qui montre que là aussi la présence des initiales est localisée à un certain niveau dans le plan transversal. La figure longitudinale (fig. 7) que nous venons de voir, quoique représentant un stade plus avancé, nous a montré cependant que ce niveau correspond exactement à celui déjà indiqué pour la précédente espèce. C'est en effet un peu au-dessous de la base d'insertion des mamelons cotylédonaires que passe la coupe transversale qui les contient à l'origine; elles sont donc situées dans le même plan que nous appellerons aussi le plan nodal.

Après cette première différenciation, les initiales s'allongent dans le plan nodal en poussant chacune deux prolongements opposés. Ces prolongements s'insinuent par leur extrémité étroite entre les cellules voisines et les cellules internes de l'écorce et arrivent bien vite au contact les uns des autres (fig. 7, pl. II). Comme ils décrivent autant d'arcs à la périphérie du cylindre central, il en résulte que leur ensemble forme un anneau entourant celui-ci. C'est cet aspect qui a été figuré par M. Schmalhausen (1). Mais cet auteur, trompé par l'apparence, a représenté un anneau véritable formé d'après lui par la fusion des prolongements arrivés au contact.

En regardant la figure 8 (pl. II) qui représente le plan

(1) *Loc. cit.*, pl. I, fig. 8.

nodal à ce stade, on comprendra aisément que cette illusion ait pu être produite. Aussi quand M. Schullerus (1) affirme « qu'il ne se fait point d'anastomoses entre les cellules laticifères et qu'il n'a pas même pu trouver la trace de l'anneau décrit par M. Schmalhausen », il enlève beaucoup de force à la première partie de son affirmation, par l'inexactitude de la seconde. Alors que M. Schmalhausen figurait cette disposition dans l'*E. Peplus*, M. Schullerus la niait en étudiant une autre espèce (*E. Lathyris*). Leur erreur fut de croire que la disposition de l'appareil était la même chez les différentes espèces. Nous verrons par la suite que cette erreur est grande.

M. Schmalhausen d'ailleurs arrête à ce stade la description de l'appareil dans le nœud, disant seulement qu'il s'y fait une grande complication (2). Il y revient à la même page, à propos des espèces où le nombre des initiales est plus élevé, pour dire que chez celles-ci, sa complication n'est pas facile à déchiffrer.

Ainsi il faut nous attendre, d'après cela, à trouver une complication plus grande chez les espèces indiquées. Nous verrons que chez ces espèces le nombre des initiales est beaucoup plus grand que ne l'indique M. Schmalhausen (3) et que cependant la complication est moindre. C'est que la disposition est fort différente.

Revenons à notre description. Les prolongements continuent à s'allonger entre leurs analogues et les cellules voisines et, suivant toujours la périphérie du cylindre central, ils arrivent à décrire une partie de sa circonférence, en sorte que chaque initiale, grâce à ses deux prolongements opposés, forme un cercle plus ou moins incomplet dans le plan nodal.

(1) *Loc. cit.*, p. 41.
(2) *Loc. cit.*, p. 10.
(3) « Bei anderen Arten wo 3 (*Euph. myrsinites*) und 4 (*Euph. Lathyris*) Paare von Urzellen sich befinden, ist der Ring complicirter und seine Zusammensetzung viel schwieriger zu entziffern. Doch scheinen sonst die Verhältnisse dieselben zu sein ». Schmalhausen, *loc. cit.*, p. 10.

un éclaircissement incomplet, les initiales sont indiquées au milieu des autres cellules plus sombres, par des taches claires, seulement ces taches se confondent deux à deux, et il en résulte l'apparence de quatre taches seulement, ce qui conduit à admettre l'existence du même nombre d'initiales. Dans la figure représentée, les huit initiales sont bien distinctes ; nous avons obtenu un grand nombre de pareilles coupes où les huit initiales se montrent d'une façon non moins évidente.

Ici, comme chez l'*E. exigua*, cette disposition ne s'observe que sur une seule coupe transversale, ce qui montre que là aussi la présence des initiales est localisée à un certain niveau dans le plan transversal. La figure longitudinale (fig. 7) que nous venons de voir, quoique représentant un stade plus avancé, nous a montré cependant que ce niveau correspond exactement à celui déjà indiqué pour la précédente espèce. C'est en effet un peu au-dessous de la base d'insertion des mamelons cotylédonaires que passe la coupe transversale qui les contient à l'origine ; elles sont donc situées dans le même plan que nous appellerons aussi le plan nodal.

Après cette première différenciation, les initiales s'allongent dans le plan nodal en poussant chacune deux prolongements opposés. Ces prolongements s'insinuent par leur extrémité étroite entre les cellules voisines et les cellules internes de l'écorce et arrivent bien vite au contact les uns des autres (fig. 7, pl. II). Comme ils décrivent autant d'arcs à la périphérie du cylindre central, il en résulte que leur ensemble forme un anneau entourant celui-ci. C'est cet aspect qui a été figuré par M. Schmalhausen (1). Mais cet auteur, trompé par l'apparence, a représenté un anneau véritable formé d'après lui par la fusion des prolongements arrivés au contact.

En regardant la figure 8 (pl. II) qui représente le plan

(1) *Loc. cit.*, pl. I, fig. 8.

nodal à ce stade, on comprendra aisément que cette illusion ait pu être produite. Aussi quand M. Schullerus (1) affirme « qu'il ne se fait point d'anastomoses entre les cellules laticifères et qu'il n'a pas même pu trouver la trace de l'anneau décrit par M. Schmalhausen », il enlève beaucoup de force à la première partie de son affirmation, par l'inexactitude de la seconde. Alors que M. Schmalhausen figurait cette disposition dans l'*E. Peplus*, M. Schullerus la niait en étudiant une autre espèce (*E. Lathyris*). Leur erreur fut de croire que la disposition de l'appareil était la même chez les différentes espèces. Nous verrons par la suite que cette erreur est grande.

M. Schmalhausen d'ailleurs arrête à ce stade la description de l'appareil dans le nœud, disant seulement qu'il s'y fait une grande complication (2). Il y revient à la même page, à propos des espèces où le nombre des initiales est plus élevé, pour dire que chez celles-ci, sa complication n'est pas facile à déchiffrer.

Ainsi il faut nous attendre, d'après cela, à trouver une complication plus grande chez les espèces indiquées. Nous verrons que chez ces espèces le nombre des initiales est beaucoup plus grand que ne l'indique M. Schmalhausen (3) et que cependant la complication est moindre. C'est que la disposition est fort différente.

Revenons à notre description. Les prolongements continuent à s'allonger entre leurs analogues et les cellules voisines et, suivant toujours la périphérie du cylindre central, ils arrivent à décrire une partie de sa circonférence, en sorte que chaque initiale, grâce à ses deux prolongements opposés, forme un cercle plus ou moins incomplet dans le plan nodal.

(1) *Loc. cit.*, p. 41.
(2) *Loc. cit.*, p. 10.
(3) « Bei anderen Arten wo 3 (*Euph. myrsinites*) und 4 (*Euph. Lathyris*) Paare von Urzellen sich befinden, ist der Ring complicirter und seine Zusammensetzung viel schwieriger zu entziffern. Doch scheinen sonst die Verhältnisse dieselben zu sein ». Schmalhausen, *loc. cit.*, p. 10.

Les prolongements s'étant, pendant leur développement, insinués les uns entre les autres, il en résulte que ces huit portions de cercle ne sont point régulièrement disposées côte à côte dans un même plan, mais bien enchevêtrées entre elles, occupant successivement des plans différents. L'apparence qui en résulte est fort complexe, et l'on comprendra aisément que suivre une de ces cellules dans toute sa longueur soit chose parfois difficile. Ce qui augmente encore la complication de cette couronne formée de tubes tressés ensemble, c'est qu'ils émettent en outre des rameaux. En effet, l'un des prolongements primitifs produit en un des points de son côté externe une petite excroissance qui grandit, s'insinue par son sommet entre les cellules de l'écorce et devient à son tour un véritable tube qui arrive jusqu'à l'épiderme, au contact duquel il fait un coude à angle droit, se dirigeant vers la radicule. Tous les prolongements émettent de semblables rameaux; eux-mêmes quittant la périphérie du cylindre central, pénètrent dans l'écorce et après un parcours plus ou moins oblique gagnent l'épiderme sous lequel ils se coudent brusquement pour se diriger vers le bas. Cette disposition rappelle donc beaucoup celle que nous avons rencontrée chez l'*E. exigua.* Tous les prolongements nodaux (fig. 9, Pl. III) et leurs rameaux (*t*) arrivent sous l'épiderme et là sortent du plan nodal pour se diriger vers la radicule. Une différence consiste en ce que chez l'*E. exigua* les tubes n'arrivent jamais au contact de l'épiderme dans le plan nodal; cela tient à ce que leur changement de direction, au lieu de se faire brusquement à angle droit comme ici, se fait suivant une ligne courbe. Leur nombre est généralement de trente-deux, mais, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer à propos de l'*E. exigua*, ce nombre ne saurait être regardé comme constant.

Les renflements primitifs produisent aussi des prolongements inférieurs. Ceux-ci, comme dans l'espèce précédente, s'allongent vers le bas en suivant la périphérie du cylindre central et plus tard arrivent jusque dans le méristème

terminal. Ils méritent donc également le nom de tubes centraux.

En même temps que ces derniers, d'autres prolongements (c) naissent de la face supérieure des renflements primitifs. Ils prennent même dans leur croissance une avance notable sur les prolongements inférieurs, comme on peut le constater sur les figures 9, pl. II et 8, pl. III. Ils s'enfoncent à l'intérieur du tissu cotylédonaire encore non différencié, atteignent rapidement l'extrémité des cotylédons et suivent ceux-ci dans leur croissance. Ils représentent donc bien les prolongements cotylédonaires que nous avons décrits chez l'*E. exigua*.

Quant aux prolongements nodaux que nous avons vus arriver à la périphérie de l'écorce, ils se continuent dans cette espèce par les tubes corticaux. Ceux-ci suivent verticalement la face interne de l'épiderme jusque dans la région du collet. Un peu avant d'arriver au niveau de la base d'insertion de la coiffe, ils quittent cette situation, traversent l'assise sous-épidermique et suivant la face interne de cette dernière, ils continuent leur marche jusqu'au sommet radiculaire.

Le diamètre des tubes verticaux qui parcourent l'axe dans toute sa longueur, soit ceux du système central, soit ceux du système cortical, est à peu près uniforme dans leur moitié supérieure, puis diminue peu à peu jusque vers leur extrémité. Celle-ci, pressée entre les cellules qui l'entourent, prend une forme triangulaire. Cette forme se voit nettement sur une coupe transversale prise vers le sommet de la radicule. Sur la figure 10, pl. III, qui représente une telle coupe faite au-dessus de la coiffe, mais au-dessous de l'inflexion des tubes corticaux, on voit que ceux-ci ont une section triangulaire, alors que la section des tubes centraux est sensiblement circulaire.

Tous ces tubes sont susceptibles de se ramifier, surtout les tubes corticaux. L'un d'eux, par exemple, émet un rameau qui se dirige d'abord horizontalement tout en res-

tant sous l'épiderme, puis ayant parcouru la largeur d'une cellule, il se coude à angle droit vers la radicule, et suit une direction parallèle à celle du tube dont il provient, en restant toujours contre l'épiderme. D'après cela, suivant que la coupe transversale sera faite à tel ou tel niveau, le nombre des tubes qu'elle présentera pourra être différent. Il peut même arriver qu'on trouve, dans la région moyenne hypocotylée, autant de ces tubes qu'il y a de cellules sous-épidermiques. Dans ce cas, la disposition est d'une régularité parfaite. Il est particulièrement étonnant que la disposition de ces tubes sous-épidermiques ait échappé aux précédents observateurs. Les tubes centraux, dans cette région, sont disposés au nombre de 8, en cercle très régulier, et situés de part et d'autre d'îlots formés d'éléments très petits, qui représentent les faisceaux à l'état jeune. Dans la région radiculaire, ils sont disposés à l'intérieur d'une assise péricyclique bien distincte; mais leur espacement est d'autant plus irrégulier que leur nombre s'est accru davantage, par suite de la ramification de certains d'entre eux.

Les prolongements cotylédonaires (*c*, fig. 12, pl. III) issus des renflements primitifs donnent, à l'intérieur des cotylédons, de nombreux rameaux. Les uns, courts, contournent le faisceau plus ou moins complètement; d'autres, plus longs et plus gros, sont accompagnés par les subdivisions du faisceau, et se ramifient autour de ces dernières; enfin, il en est qui sont complètement isolés au milieu du parenchyme (*c'*). Outre ces tubes constituant leur système central, les cotylédons en reçoivent d'autres en plus grand nombre. Ces derniers proviennent des prolongements nodaux. Ils s'élèvent sous l'épiderme à l'intérieur des cotylédons, et fournissent de petits rameaux dont les uns s'égarent au milieu du parenchyme, tandis que les autres demeurent sous l'épiderme, où ils s'enchevêtrent en donnant l'apparence d'un réseau. Mais nulle part ils ne s'anastomosent entre eux, et l'on ne peut accepter l'opinion de M. Schmalhausen à ce sujet.

Tous les tubes cotylédonaires, ainsi que leurs rameaux, diminuent peu à peu en diamètre, à mesure qu'on les considère plus près de leur terminaison, laquelle se trouve située, pour la plupart, au contact de l'épiderme, comme en témoignent les sections petites et triangulaires qu'on rencontre à la face interne de ce tissu.

Enfin, les renflements primitifs produisent encore, et tardivement, comme chez l'*E. exigua*, des prolongements internes petits et sinueux, qui se terminent à la face inférieure de la troisième ou de la seconde assise sous-épidermique. Ce sont les prolongements gemmulaires, qui sont destinés, ainsi que nous l'avons déjà dit, à fournir la plus plus grande portion de l'appareil laticifère.

E. Engelmanni. — L'embryon de cette plante à son premier stade se présente sous la forme d'une petite masse sphérique, cloisonnée en un certain nombre de cellules qui forment un ensemble homogène. On peut cependant, à cet état, distinguer une certaine marche dans le cloisonnement. C'est ainsi que deux lignes plus accentuées, se coupant au centre à angle droit, indiquent le cloisonnement primitif de l'embryon en quatre parties (fig. 1, Pl. 3).

A un stade un peu plus avancé, une première différenciation apparaît. L'une des cellules a pris un accroissement qui la distingue de toutes les autres. Cette cellule (*i*, fig. 2), située à l'intérieur de la troisième assise cellulaire comptée à partir de l'extérieur, surpasse toutes les autres par sa grandeur, et, de plus, elle présente un prolongement (*p*) déjà très accentué. C'est une cellule initiale de l'appareil laticifère. On peut encore en distinguer une autre (*i'*), dont la taille est un peu supérieure à celle de ses voisines, mais qui présente néanmoins une différenciation beaucoup moins marquée que la première. Ces deux cellules font partie d'un cercle entouré de trois assises. Ces trois assises périphériques constituent l'écorce, le cercle dont font partie les initiales étant l'assise la plus externe du cylindre central. La masse interne de ce dernier est formée de seize cellules,

dont la disposition en quatre quartiers n'est plus facile à constater. L'assise externe du cylindre central comprend, outre les deux initiales déjà indiquées, douze cellules qui paraissent à peu près semblables entre elles. Mais des différences ne tardent pas à se manifester parmi ces dernières; on voit bientôt deux d'entre elles prendre un accroissement rapide, alors que les autres grandissent très peu. Ces nouvelles cellules sont aussi des initiales. Le développement de l'embryon se poursuivant, ces initiales s'accroissent de plus en plus. Elles ont à présent une taille qui surpasse plusieurs fois celle des cellules voisines. Elles sont toujours situées (fig. 4, *a*, *b*, *c*, *d*) à l'intérieur de l'assise interne de l'écorce, et placées en quatre points symétriques, par rapport au plan cotylédonaire indiqué par les deux légères échancrures qui commencent à se montrer en haut et en bas de la figure, surtout en bas. Elles sont séparées entre elles par trois cellules appartenant à l'assise externe du cylindre central. Le cercle dont elles faisaient partie à l'origine offre donc, à présent, douze cellules à peu près semblables entre elles, et quatre initiales, ce qui fait en tout seize cellules, alors qu'il n'en présentait que quatorze au stade précédent.

Certaines de ces cellules séparatrices des initiales se sont donc cloisonnées, mais aucune n'a pris un développement supérieur aux autres de façon à constituer une initiale nouvelle. Le nombre de celles-ci est demeuré constant, et il le restera désormais.

Par suite du grand développement pris par les initiales, la disposition des cellules séparatrices a été modifiée, et certaines d'entre elles ont été repoussées vers l'intérieur, en sorte que le cercle régulier dont elles faisaient partie est maintenant difficile à reconnaître. Ce développement, comme le montre la figure, s'est manifesté par la formation d'un prolongement qui, s'insinuant entre les cellules de l'écorce et les cellules séparatrices, marche à la rencontre de celui qui vient pareillement de l'initiale du même côté.

La marche de ce développement peut être un peu inégale. Celui-ci, dans l'exemple figuré, est plus avancé du côté gauche; mais cette inégalité est purement individuelle, et chez d'autres embryons, j'ai trouvé, à ce stade, une symétrie presque parfaite. Les prolongements tournés l'un vers l'autre, pour un même côté, ont déjà acquis une grandeur très notable, avant que les initiales se soient allongées du côté opposé. Cet état, qui est celui représenté (fig. 4), ne tarde pas à se modifier, par suite de l'allongement des initiales de ce côté. Celles-ci se développant alors dans les deux directions opposées à l'intérieur de l'écorce, donnent bientôt autant de tubes qui, chevauchant à côté les uns des autres dans une portion de leur longueur, forment, par leur ensemble, un cercle complet. A ce stade (fig. 5), les initiales occupent, dans le plan transversal, un espace considérable. Elles sont entourées par l'écorce, qui est toujours formée de trois assises; elles entourent une masse centrale de cellules, parmi lesquelles on aperçoit un commencement de différenciation en certains points de son pourtour.

Mais avant de suivre plus loin le développement de l'appareil dans le plan transversal, il convient de l'examiner en coupe longitudinale. Quand la première différenciation de l'appareil laticifère apparaît, l'embryon de l'*E. Engelmanni* a, en coupe longitudinale axile, la forme d'un cœur de carte à jouer, c'est-à-dire que les deux mamelons cotylédonaires commencent à se montrer sur sa surface primitivement arrondie. Si l'on fait, à ce moment, une coupe longitudinale parallèlement à l'axe, mais un peu en dehors de lui, on aura l'aspect représenté (fig. 6). Les deux initiales (*i*, *i*), situées de chaque côté, en dedans de la troisième assise comptée à partir de l'extérieur, sont de taille bien distincte; leur forme est à peu près circulaire, et leur paroi, légèrement épaissie, présente une coloration plus accentuée que celle des parois voisines. Le cylindre central commence à allonger ses cellules, et la ligne qui le sépare de l'écorce est assez bien marquée.

Ceci nous montre que chez cette espèce, comme chez celles déjà étudiées, les initiales apparaissent à un seul niveau, dans un plan transversal qui est le plan nodal. A mesure que ces initiales poussent des prolongements dans ce dernier plan, elles en envoient aussi d'autres dans le plan vertical. Ceux-ci partent de leur partie supérieure, et s'enfoncent à l'intérieur du cotylédon entre les cellules qui le constituent. On voit ces prolongements en (*p*, *p'*) (fig. 7). Ensuite naissent, de leur partie inférieure, d'autres prolongements qui, suivant la face interne de l'écorce, se dirigent vers la radicule.

Revenons maintenant aux prolongements nodaux que nous avons laissés au moment où chaque initiale s'étendait ainsi sous l'écorce sur une longueur dépassant la moitié de la circonférence. Chacun de ses prolongements s'infléchit alors vers l'extérieur, pénètre obliquement entre les cellules de l'écorce et arrive au contact de l'assise sous-épidermique, à la face interne de laquelle il se courbe à angle droit pour se diriger verticalement vers la radicule. Mais avant de s'infléchir ainsi vers l'extérieur, ces prolongements émettent sur leur côté externe un rameau qui se dirige obliquement à travers l'écorce et arrive aussi au contact de l'assise sous-épidermique, sous laquelle il change de direction. Chaque initiale fournit donc quatre tubes qui arrivent au contact de l'assise sous-épidermique, ce qui fait seize tubes pour l'ensemble des initiales. Tous ces tubes ont un diamètre sensiblement égal en arrivant à la périphérie du plan nodal et tous se continuent vers la radicule en suivant l'assise sous-épidermique à sa face interne. Arrivés un peu au-dessus de la base d'insertion de la coiffe, ils s'infléchissent vers le centre, traversent la deuxième assise sous-épidermique et se plaçant à sa face interne continuent leur marche jusqu'au méristème terminal. Pour bien voir la disposition de ces tubes, il suffit de faire une coupe transversale au-dessous du plan nodal ; on voit alors (fig. 1, Pl. IV) à l'intérieur de l'assise sous-épidermique les sections

des tubes corticaux (t), qui forment là un cercle régulier. A la périphérie du cylindre central se voient les sections des tubes centraux (T), au nombre de huit. Si la coupe est faite au-dessous de la base d'insertion de la coiffe, on trouvera les tubes corticaux (t) à l'intérieur de la seconde assise sous-épidermique (fig. 2, Pl. IV), les centraux (T) étant séparés très nettement de l'écorce par une assise péricyclique.

Dans leur trajet, les tubes du système cortical comme ceux du système central ont un diamètre uniforme dans leur partie supérieure, puis diminuent peu à peu vers leur partie inférieure pour devenir assez grêles à leur extrémité. Comme toujours, leur paroi un peu épaissie prend une coloration assez foncée. Dans les cas précédents où il y avait huit initiales et huit tubes centraux, l'origine de ces derniers se trouvait directement à la partie inférieure de chaque renflement primitif; ici, ils naissent d'une façon un peu différente. De part et d'autre de son renflement primitif, chaque initiale émet un prolongement vertical inférieur qui suit le flanc d'un faisceau libérien à la périphérie du cylindre central. Comme il y a quatre de ces faisceaux, il en résulte que chacun d'eux est accompagné par deux tubes centraux. Mais ce ne sont pas les deux tubes issus d'une même initiale qui accompagnent le même faisceau. Ces faisceaux libériens sont situés un de chaque côté du plan cotylédonaire, les deux autres étant coupés en leur milieu par ce plan. Or, nous avons vu que les initiales sont placées deux de chaque côté symétriquement, c'est-à-dire que leurs renflements primitifs correspondent aux intervalles qui séparent entre eux les faisceaux. Chacun des tubes verticaux qu'ils émettent suivent donc le flanc du faisceau le plus voisin. Ces tubes centraux, en pénétrant dans la radicule, paraissent subir une inflexion vers le centre, correspondant à celle des tubes corticaux, mais, en tout cas, ils ne présentent jamais une courbure bien accentuée. Les tubes corticaux comme les tubes centraux peuvent émettre un rameau qui, séparé par une assise

cellulaire, suit une direction parallèle à la leur en restant soit sous la première, soit sous la seconde assise sous-épidermique s'il émane d'un tube cortical, et à l'intérieur du péricycle s'il provient d'un tube central. Mais comme, d'autre part, quelques-uns de ces tubes peuvent se terminer avant d'avoir atteint le sommet de la radicule, on conçoit que leur nombre, sur une section transversale, ne sera pas sensiblement modifié. Ces ramifications sont d'ailleurs assez rares.

Nous avons déjà constaté (fig. 7, Pl. III) la production des prolongements supérieurs. Chaque renflement primitif envoie deux de ces prolongements, un premier qui se rend directement dans le cotylédon du côté correspondant, puis un second qui décrivant une courbe dans le plan nodal arrive dans l'écorce du côté opposé, pour s'élever de là à l'intérieur de l'autre cotylédon. Ceux-ci reçoivent donc chacun quatre tubes principaux qui les parcourent dans toute leur longueur. Chez l'embryon complètement développé, on les voit sur le côté externe du faisceau. Ils donnent des branches qui accompagnent de même les subdivisions de ce faisceau et des rameaux plus courts qui l'entourent plus ou moins étroitement dans le plan transversal. Outre ces tubes principaux, les cotylédons reçoivent encore un certain nombre d'autres rameaux issus des prolongements nodaux. Les uns et les autres envoient leurs ramifications à travers le parenchyme. Cependant cette ramification est peu abondante, et la plupart de ces rameaux viennent se terminer par des extrémités grêles au contact de l'épiderme.

A une époque déjà très avancée du développement, les renflements primitifs donnent naissance du côté interne à des rameaux dont le trajet court et sinueux vient se terminer au plus sous la seconde assise sous-épidermique. Ces rameaux fourniront ici comme chez les espèces déjà étudiées tous les tubes laticifères que posséderont la tige et ses dépendances, et constituent le système gemmulaire.

E. heterophylla. — Dans l'embryon de l'*E. heterophylla*, la différenciation de l'appareil laticifère apparaît un peu plus tardivement que dans celui des espèces précédentes. Cet embryon a déjà acquis un diamètre notable, quand on peut commencer à distinguer par leur forme les cellules initiales. Celles-ci sont au nombre de quatre, symétriquement placées, deux de chaque côté du plan cotylédonaire, et situées d'autre part dans le plan nodal ainsi que le montrent les coupes longitudinales.

A partir du moment où elles sont devenues distinctes comme telles, ces initiales s'accroissent très rapidement dans le plan nodal de façon à présenter un renflement primitif considérable. Elles arrivent ainsi à occuper tout l'espace compris entre les faisceaux (F, fig. 3, Pl. IV) qui forment dès lors six îlots bien délimités. Ces faisceaux sont disposés, trois de chaque côté, symétriquement aussi par rapport au plan cotylédonaire. Considérant isolément le groupe formé par les trois faisceaux d'un même côté, nous distinguerons parmi eux un médian (F), et deux latéraux (F'). Chaque initiale (*i*) se trouve donc comprise entre le faisceau médian (F), et l'un des faisceaux latéraux (F'). Son renflement primitif s'élargit beaucoup vers l'extérieur.

L'aspect que présente le plan nodal à ce moment est fort différent de celui que nous avons rencontré jusqu'à présent. Les progrès du développement ne feront qu'accentuer cette différence. En effet, chaque initiale s'étant ainsi dilatée vers l'extérieur s'allonge du côté interne, puis se bifurque, envoyant ses deux prolongements dans les directions opposées du plan nodal. Cet allongement de chaque initiale par deux prolongements opposés rappelle évidemment le mode de croissance que nous avons toujours décrit, mais ce qui caractérise cette espèce par rapport aux précédentes, c'est que, tandis que chez celles-ci les prolongements ainsi formés entouraient le cylindre central, chez celles-là, ils sont à l'intérieur du cercle formé par les faisceaux. Il est vrai que l'un de ces prolongements (*p*), après avoir contourné le côté

interne du faisceau médian, s'élève au-dessus du renflement primitif voisin et traversant l'espace compris entre le faisceau médian F et le faisceau latéral F', il vient contourner celui-ci par sa face externe, continuant son chemin vers l'échancrure cotylédonaire, pour aller s'élever à travers le parenchyme du cotylédon situé du côté opposé. Il en résulte que les quatre faisceaux latéraux sont bien entourés par un tube laticifère, mais que les deux faisceaux médians demeurent au contact de l'écorce. C'est la première fois que nous rencontrons ainsi dans le plan nodal des faisceaux non séparés de l'écorce par un ou plusieurs tubes laticifères. Le prolongement interne (*p*), arrivé par un chemin plus court en face de l'échancrure, s'infléchit aussi vers le haut en se dirigeant de même à l'intérieur du cotylédon opposé.

Nous n'avons pas à distinguer ici de rameaux périphériques venant au contact des assises externes de l'écorce pour donner le système cortical. Les tubes de ce système, ainsi que ceux du système central, sont donnés directement par des portions très voisines des mêmes tubes ; il y a donc fusion à l'origine de ces deux systèmes ; cette fusion va se retrouver dans toute la longueur de l'axe. Les tubes centraux émis par les renflements primitifs et par leurs prolongements suivent comme d'ordinaire, à la périphérie du cylindre central, le flanc externe des faisceaux ; ils sont au nombre de douze, car il y a six faisceaux. Les tubes corticaux issus des mêmes parties de l'appareil, en des points voisins, parcourent en grand nombre la région interne de l'écorce qu'ils suivent jusqu'au sommet radiculaire. Tous ces tubes sont caractérisés par un diamètre supérieur à celui que nous ont montré les espèces déjà étudiées et un épaississement notable de leur paroi, aussi sont-ils faciles à reconnaître. Mais ce qui les caractérise encore bien plus c'est leur puissance de ramification. Ils émettent en effet, sur leur côté externe, des rameaux qui, après avoir traversé plus ou moins obliquement quelques assises de l'écorce, se

dirigent à leur tour dans le plan vertical. Dans leur trajet ces rameaux sont susceptibles de se ramifier eux-mêmes, donnant de nouveaux rameaux qui, se comportant de la même façon, peuvent arriver ainsi jusque sous l'épiderme. Ils suivent ce tissu en se dirigeant soit vers la radicule, soit vers les cotylédons, soit même des deux côtés à la fois en se bifurquant.

C'est précisément cette disposition qui donne à la ramification de ces tubes un aspect analogue à celui que l'on trouve dans les cotylédons; il n'est pas rare en effet, de trouver ainsi de pareils rameaux ayant dans l'écorce un trajet récurrent.

Ces rameaux, ainsi qu'il résulte du mode de formation que nous venons d'exposer, sont de plus en plus grêles à mesure qu'ils sont plus voisins de la périphérie. Sur la coupe transversale de l'embryon complètement développé, ces tubes corticaux (*t*, fig. 4) paraissent disposés avec la plus grande irrégularité, mais on constate aisément que les plus petits de ces tubes se trouvent en effet à la périphérie.

Les prolongements internes des renflements primitifs s'allongent à l'intérieur des cotylédons et s'y ramifient à la façon habituelle. Les tubes cotylédonaires sont gros et leur paroi est épaissie, les uns suivent les faisceaux et leurs subdivisions, les autres sont situés au milieu du parenchyme; tous se ramifient beaucoup, sillonnant les cotylédons dans toutes leurs parties, et viennent par des extrémités grêles se terminer au contact de l'épiderme.

Outre les prolongements internes destinés à l'axe et aux cotylédons, il s'en produit tardivement de nouveaux qui forment, en s'entrecroisant dans un plan situé au-dessus du plan nodal, deux cercles irréguliers. Ces cercles, dont la grandeur est un peu inférieure à ceux du plan nodal, constituent le système gemmulaire qui prendra, lors de la germination, un développement considérable.

E. prunifolia. — Le développement de l'appareil laticifère, dans l'*E. prunifolia*, suit une marche analogue à celle

que nous venons de voir chez l'*E. heterophylla*. Les initiales, au nombre de quatre, se voient très bien, car elles s'élargissent beaucoup dans le plan nodal, de façon à occuper tout l'espace compris entre les faisceaux d'un même côté. Leur croissance se poursuit, sur leur face interne, par deux prolongements qui marchent en sens opposé dans le plan nodal. La disposition générale de l'appareil rappelle, dans ses traits essentiels, celle que nous venons de décrire dans l'espèce précédente, et doit être rapportée à ce type.

E. falcata. — L'embryon de cette espèce possède seulement un petit nombre de cellules, quand la différenciation de l'appareil laticifère commence à se manifester. L'écorce forme, vers l'extérieur, trois assises, dont la plus interne entoure immédiatement les initiales qui, dans le plan transversal, composent un cercle complet et tout à fait régulier. Ces initiales acquièrent très vite une taille supérieure à celle des cellules environnantes dans ce plan transversal; aussi leur présence, de même que leur disposition régulière, est-elle facile à constater. Cette différenciation précoce et cette disposition régulière font de cette espèce un bon exemple pour l'étude du développement de l'appareil laticifère. Son choix, comme type pour cette étude, serait d'autant meilleur que la disposition qu'elle présente semble être la plus généralement répandue dans les plantes qui présentent un appareil laticifère.

Ce cercle d'initiales ne se montre qu'à un certain niveau de l'embryon (fig. 5, Pl. IV, *i*), dans le plan horizontal, qui est séparé de l'extrémité supérieure par trois assises de cellules, c'est-à-dire, comme toujours, dans le plan nodal. Leur accroissement s'accentuant de plus en plus, elles atteignent bientôt une taille au moins double de celle des cellules qui les entourent. Elles sont, à ce moment, à peu près également développées dans les deux directions radiale et tangentielle, et leur forme est sensiblement rectangulaire. Le cercle qu'elles forment n'est point interrompu en face des

échancrures cotylédonaires, comme il le devient fréquemment chez beaucoup d'autres espèces, ainsi que nous le verrons plus tard, aussi l'ensemble de toutes ces initiales de forme régulière, disposées en un cercle parfait, est-il absolument caractéristique (fig. 6).

A partir de cet état, cette régularité va être modifiée. L'accroissement, en effet, se localise dans certaines directions. Dans le plan nodal, c'est sur la face externe que chaque renflement primitif pousse un prolongement, qui se dirige vers la périphérie en s'insinuant entre les cellules de l'écorce. Chacun de ces prolongements décrit un trajet sinueux, et présente des dilatations dans les points où les éléments voisins lui laissent plus de place, des étranglements où ils le compriment davantage. En outre, les renflements primitifs s'accroissant eux-mêmes plus ou moins, ne peuvent tous s'étaler dans le même plan, et chevauchent un peu les uns sur les autres, en même temps qu'ils épousent réciproquement leurs contours. Il en résulte un nouvel aspect qui s'éloigne de la régularité géométrique du début. Les prolongements s'allongeant toujours arrivent, après un trajet très sinueux, au contact de l'assise sous-épidermique, et se courbent à angle droit pour descendre vers la radicule, abandonnant ainsi le plan nodal. A cette époque du développement, la disposition des renflements primitifs et de leurs prolongements dans le plan nodal a acquis son aspect définitif, tel que le montre la figure 7.

En étudiant, sur une coupe longitudinale, les prolongements que nous venons de suivre jusque sous l'assise sous-épidermique, nous les verrons descendre à l'intérieur de cette assise (*t*, fig. 8), et poursuivre leur marche en lui restant accolés jusque dans le méristème terminal. Mais ici nous ne trouvons point l'inflexion au niveau de la base d'insertion de la coiffe, ainsi que nous l'avons rencontrée souvent. Cette différence peut s'expliquer aisément. Dans l'embryon de l'*E. exigua*, notamment, les tubes corticaux sont au contact de l'épiderme dans la portion de l'axe qui corres-

pond à la tige hypocotylée, l'épiderme persistant dans cette région, ils demeurent toujours protégés par lui ; au contraire, l'épiderme de la racine étant caduc, si les tubes corticaux continuaient leur marche sous cet épiderme, ils seraient mis à nu lors de sa chute. Cette considération suffit pour comprendre la nécessité de cette inflexion dans ce cas, et son absence dans l'autre. Nous reviendrons, d'ailleurs, sur ce fait un peu plus loin.

A la périphérie du cylindre central, on trouve aussi un tube qui, partant d'un des renflements primitifs, descend en ligne à peu près droite jusque dans le méristème radiculaire. Ce tube est séparé de l'écorce par une assise de cellules ; mais parfois il paraît, au moins en certains points, en contact immédiat avec elle. Les tubes centraux, comme les tubes corticaux, sont cylindriques dans la moitié supérieure de leur parcours ; dans la moitié inférieure, ils se rétrécissent peu à peu, et deviennent très grêles à leur extrémité. Les tubes corticaux sont susceptibles de présenter des rameaux émis pendant leur trajet. Cette ramification se fait dans le plan tangentiel, en sorte que le rameau issu d'un de ces tubes suit lui-même la face interne de l'assise sous-épidermique. En faisant une coupe longitudinale superficielle, on pourra constater que le rameau naissant à angle droit du tube qui le produit parcourt, dans cette direction, une longueur égale à la largeur d'une cellule de l'écorce. Il se coude ensuite à angle droit, pour descendre parallèlement au tube dont il provient, séparé de lui par une file de cellules, et toujours à l'intérieur de l'assise sous-épidermique. Parfois même un tube émet ainsi deux rameaux ; ceux-ci naissent en général un de chaque côté, et l'un et l'autre suivent une marche identique à celle que nous venons d'indiquer pour le rameau unique précédent. Ces rameaux acquièrent d'ailleurs, un diamètre égal à celui du tube qui les produit ; aussi en coupe transversale ne présentent-ils aucune différence.

Il résulte de cette faculté de ramification, que le nombre des tubes corticaux devrait être beaucoup plus grand dans la



radicule que dans la portion supérieure de l'axe; mais comme, d'autre part, certains tubes se terminent plus ou moins loin de l'extrémité radiculaire, ce nombre augmente peu, ainsi que le montrent les coupes transversales. Si on les considère dans la région supérieure, on les voit distribués, à l'intérieur de l'assise sous-épidermique, en nombre presque égal à celui des cellules de cette assise. Quelquefois, ils se trouvent assez espacés les uns des autres en certains points (fig. 1, Pl. V, *t'*); mais ils sont, au contraire, plus rapprochés en d'autres (*t''*). Les tubes centraux, dont le diamètre égale celui des corticaux, sont au nombre de six. Ils se montrent séparés de l'écorce (T, fig. V), par une assise de cellules; mais comme ils suivent la ligne qui sépare deux files verticales de ces cellules, il arrive parfois qu'ils pénètrent entre ces deux files, et viennent ainsi au contact de l'écorce. Cela nous explique l'aspect auquel nous avons fait allusion en étudiant la coupe longitudinale. Ce qui semble le plus intéressant à constater ici, c'est la réduction de leur nombre. Nous avions trouvé jusqu'alors, huit tubes centraux au minimum, deux par faisceau chez les espèces possédant quatre faisceaux; les espèces en possédant six nous avaient montré douze de ces tubes (*E. heterophylla*).

Les rameaux supérieurs issus des prolongements nodaux (fig. 8, *c*) pénètrent à l'intérieur du tissu encore homogène des cotylédons, et atteignent leur extrémité en se ramifiant dans divers sens. Dans un embryon complètement développé, on les voit courir à l'intérieur de la troisième assise comptée à partir de l'extérieur. Ceux qui accompagnent les faisceaux se ramifient pour suivre leurs subdivisions, et donnent en outre, des rameaux plus courts qui contournent le faisceau à différentes hauteurs; les autres envoient les leurs entre les cellules du parenchyme. Tous ces rameaux se rétrécissent en se rapprochant de leur terminaison qui, comme d'ordinaire, est plus ou moins effilée.

Enfin, plus tard, les renflements primitifs, sur leur face interne, donnent naissance à des prolongements plus grêles

que tous les précédents; ceux-ci forment un plexus à la base du cône végétatif, plexus d'où sortiront les tubes de la tige lors de la germination.

E. helioscopia. — L'embryon a atteint déjà une certaine taille quand on peut constater la présence des initiales.

La première différence de forme qui les rend reconnaissables comme telles est un allongement dans le sens radial. A ce premier stade (fig. 2, Pl. V), elles sont placées côte à côte en grand nombre, formant un cercle complet à l'intérieur de l'écorce. Elles sont serrées les unes contre les autres, parfois même elles semblent ne pouvoir trouver place dans ce cercle; aussi prennent-elles une disposition irrégulière en certains points, notamment en face des échancrures cotylédonaires. Leur allongement radial s'accentue peu à peu; cependant, celles qui correspondent aux échancrures s'allongent moins dans ce sens; et par suite de l'irrégularité survenue dans leur disposition, elles paraissent parfois se substituer à l'assise interne de l'écorce. Celle-ci est, à ce moment, composée de trois assises. A l'intérieur du cercle tracé par les initiales se trouve la masse centrale formée d'un tissu encore homogène.

En faisant des coupes longitudinales à ce stade, on consate que le cercle d'initiales est unique, et qu'il se trouve situé dans un plan horizontal qui est le plan nodal. Ainsi, les initiales apparaissent toujours dans le même plan, mais leur nombre est beaucoup plus grand que dans les premières espèces étudiées. Alors que chez celles-ci, les huit ou quatre initiales se montraient en quatre points symétriques par rapport au plan cotylédonaire, ici comme chez l'*E. falcata*, elles se montrent sur toute la circonférence, par conséquent disposées symétriquement par rapport à l'axe.

Leur allongement radial se poursuivant vers l'extérieur, les initiales s'engagent entre les cellules de l'écorce en suivant un trajet un peu tortueux. Elles finissent par arriver ainsi jusqu'au contact de l'épiderme sous lequel elles se coudent, abandonnant le plan nodal. Ces prolongements

nodaux sont les seuls qu'elles émettent dans ce plan, nous n'avons donc pas ici ces prolongements circulaires entourant le cylindre central que nous étions habitués à rencontrer ; aussi l'aspect est-il fort différent (fig. 3).

Mais les renflements primitifs produisent en outre dans le plan vertical des prolongements supérieurs et inférieurs. Ceux-ci se développent même de très bonne heure ainsi qu'on peut le voir (fig. 4). Cette figure qui représente la coupe tangentielle d'un embryon à un stade un peu plus avancé que le précédent montre les prolongements qui s'insinuent entre les cellules du cotylédon en haut (*p*) entre les cellules de l'écorce en bas (*p'*). Les renflements primitifs paraissent cachés plus ou moins les uns par les autres, par suite d'empiétements réciproques. Dans la partie médiane de la figure, nous ne voyons que des prolongements supérieurs, mais sur les côtés nous voyons aussi des prolongements inférieurs. Ceux-ci descendent sous l'épiderme et s'ils paraissent présenter en dehors d'eux plus d'une assise de cellules, c'est que la coupe tangentielle a atteint deux rangées voisines de l'épiderme. On comprend aisément que ces prolongements sous-épidermiques n'aient été rencontrés par la coupe, que sur ses bords, car dans sa portion médiane, celle-ci est tangente au cylindre central. Mais ces tubes inférieurs font partie du système cortical et dérivent des prolongements nodaux. Les prolongements inférieurs issus directement des renflements primitifs suivent comme d'ordinaire la périphérie du cylindre central, aussi n'ont-ils été atteints par la coupe en aucun point.

Le mode de croissance de ces tubes étant d'ailleurs toujours le même, ce qu'il importe d'étudier c'est leur répartition. Pour cette étude nous pouvons nous adresser immédiatement à un embryon parvenu à son complet développement. Le plan nodal présente alors un aspect tout à fait caractéristique (fig. 3, pl. V). La forme générale de la figure offre en haut et en bas une échancrure profonde (*e*) due à ce que les cotylédons très larges s'insèrent à l'axe sur une cer-

taine hauteur. Au pourtour du cylindre central, les initiales un peu dilatées en leurs renflements primitifs s'irradient en décrivant des sinuosités peu accentuées jusque sous l'épiderme. En face des échancrures, la disposition rayonnée est moins nette, mais on voit par contre des tubes s'entrecroisant, ceux émis par les initiales voisines d'un côté allant à l'intérieur du cotylédon opposé. On voit en (C) des tubes qui sillonnent ainsi la base des cotylédons.

Si, abandonnant le plan nodal, nous suivons les prolongements nodaux, nous les verrons se diriger vers la radicule, en restant accolés à la face interne de l'épiderme. Mais arrivés à un certain point, séparé par sept ou huit cellules de la base d'insertion de la coiffe, ils s'infléchissent vers l'intérieur, traversent l'épaisseur de l'assise sous-épidermique et parvenus à l'intérieur de celle-ci continuent à descendre vers le sommet de la radicule en restant accolés à sa face interne. Cette inflexion rappelle celle que nous avons déjà observée chez l'*E. exigua*, mais ici elle se fait d'une façon beaucoup moins brusque.

Dans le même plan longitudinal, nous verrons partir de chaque renflement primitif un prolongement qui suivant la périphérie du cylindre central arrive jusque dans le méristème radiculaire. Ce prolongement est un tube central.

Les tubes centraux comme les tubes périphériques ont un diamètre uniforme dans la moitié supérieure de leur parcours, ce diamètre diminue dans la moitié inférieure à mesure qu'on s'approche de leur extrémité qui est assez effilée. Leur paroi peu épaissie se distingue cependant un peu de celle des cellules voisines par une coloration légèrement plus foncée. Ils suivent d'ailleurs dans leur trajet un plan vertical, et on peut les suivre sur une coupe dans toute leur longueur.

Si l'on fait une coupe transversale au-dessous du plan nodal on verra (fig. 5) les sections des tubes corticaux au contact de l'épiderme. Ces sections régulièrement circulaires ont un diamètre presque égal à celui des cellules corticales,



aussi comme leur paroi est très peu épaissie peuvent-elles tout d'abord se confondre avec celles-ci. Leur répartition sous l'épiderme est assez régulière; on en compte quarante-quatre sur cette coupe. On peut parfois observer quelque irrégularité dans le trajet de l'un d'eux, c'est ainsi qu'en (*t*) se trouve un tube qui comprime légèrement celui sous lequel il est placé, alors que sa place régulière serait en (*t*'). On ne trouve aucun autre rameau dans toute l'épaisseur de l'écorce.

Les tubes centraux, (T) au nombre de huit, suivent le flanc des faisceaux à la périphérie du cylindre central, leurs sections arrondies sont régulièrement disposées sous l'endoderme.

Les tubes cotylédonaires issus des initiales suivent les faisceaux, les accompagnant dans leurs subdivisions, et donnant en outre des rameaux qui courent à travers le parenchyme. Outre ces tubes principaux, les cotylédons reçoivent un grand nombre d'autres tubes qui, souvent accolés deux par deux, s'élèvent à l'intérieur de la troisième assise externe et proviennent des prolongements nodaux. Ces derniers au point où arrivés sous l'épiderme ils descendent vers la radicule, émettent parfois vers le haut un petit rameau qui s'élève à l'intérieur du cotylédon en restant sous l'épiderme. Tous ces tubes cotylédonaires se ramifiant beaucoup, il en résulte que le tissu cotylédonaire est abondamment pourvu de rameaux laticifères.

C'est toujours au contact de l'épiderme que paraît se faire leur terminaison, car c'est toujours là qu'on rencontre les plus petites sections de ces organes. On peut voir parfois un rameau aller de l'épiderme d'une face à celui de la face opposée en traversant obliquement le parenchyme, puis arrivé là, se bifurquer et suivre la face interne de cet épiderme, dans deux directions opposées, sur une certaine longueur avant sa terminaison.

Enfin, du côté interne, les renflements primitifs émettent des prolongements plus grêles que les autres qui suivent

un court trajet circulaire à la base du cône végétatif et attendent la germination pour prendre un accroisssement rapide. Ils constituent le système gemmulaire.

E. Lathyris. — C'est sur l'embryon de l'*E. Lathyris* qu'ont porté les observations des auteurs qui se sont occupés du développement des laticifères. M. Schmalhausen en a donné plusieurs figures. M. Schullerus en a fait l'objet à peu près exclusif de ses recherches, mais il ne donne aucune figure dans son travail.

Cette espèce fut choisie sans doute à cause de la grosseur de son embryon, et de la facilité qu'on a à se le procurer. Mais ce choix n'est pas très heureux, car si les laticifères bien différenciés y sont faciles à apercevoir, leur disposition n'offre pas cette régularité que nous avons rencontrée dans d'autres espèces. Toutefois, l'apparition des initiales s'y fait d'après le mode le plus répandu, c'est-à-dire suivant un cercle complet. Il est vrai que ce mode a été complètement méconnu par M. Schmalhausen, qui attribue (1) quatre paires d'initiales à cet embryon, et que M. Schullerus accepte cette opinion.

C'est encore au moment où les cotylédons font leur première saillie à la surface arrondie de l'embryon qu'on peut constater la différenciation des cellules initiales de l'appareil laticifère. C'est toujours en dedans de l'assise interne de l'écorce que ces initiales se montrent formant, pressées l'une contre l'autre, un cercle à peu près complet.

Mais comme leur premier développement se fait surtout dans la direction verticale, elles sont encore très peu différentes des autres cellules dans le plan transversal, alors que sur des coupes longitudinales, elles ont une longueur qui surpasse plusieurs fois celle des cellules voisines. Toutefois, leur paroi s'épaississant peu à peu, et la plupart d'entre elles se dilatant en leur renflement primitif, elles deviennent bientôt très distinctes même en coupe transversale. Les

(1) *Loc. cit.*, p. 10.

coupes longitudinales auxquelles nous venons de faire allusion montrent que ces initiales apparaissent dans le plan transversal à un seul niveau, qui est comme toujours celui du plan nodal.

Quand elles sont devenues faciles à distinguer dans ce dernier plan, leur disposition régulière du début a été un peu modifiée par le développement des tissus voisins (*i* fig. 6, Pl. V). Du côté externe, des cloisonnements se sont produits augmentant le nombre des assises corticales, du côté interne les faisceaux ont commencé à se différencier et constituent six masses à peu près circulaires, qui proéminent vers l'extérieur, formant les sommets d'un hexagone dont les angles seraient arrondis. Les initiales situées au côté externe de ces faisceaux ne se développent pas dans le sens radial, et restent beaucoup plus petites que celles qui se trouvent entre eux. La compression causée par cette différenciation des faisceaux provoque des déplacements qui troublent beaucoup la régularité primitive.

En certains points, les initiales ont été écartées les unes des autres par des cellules voisines qui se sont insinuées entre elles, en sorte que le cercle est interrompu en ces points, tandis que dans d'autres au contraire elles semblent disposées sur deux rangées concentriques, n'ayant pu s'accroître côte à côte dans un espace devenu trop restreint, par suite de l'empiétement des tissus voisins.

C'est généralement en quatre points que se présente cette accumulation des laticifères. Ces quatre points sont placés symétriquement de part et d'autre du plan cotylédonaire. C'est probablement cette apparence qui a conduit M. Schmalhausen à admettre que chez cette espèce les initiales naissaient au nombre de quatre paires. Il suffit de regarder la (fig. 7), qui représente le plan nodal d'un embryon de l'*E. Lathyris* arrivé à ce stade, pour voir que ces initiales (*i*) ne sont point disposées seulement en quatre points par paires, mais que leur répartition se fait sur tout le pourtour du cylindre central et que leur nombre est très grand. Pour

expliquer l'erreur de cet auteur, je dois répéter que la constatation de ce cercle d'initiales au début n'est pas toujours facile. En effet, au moment où ce cercle est complet, il forme la quatrième assise comptée à partir de l'extérieur; cette assise présentant une alternance de cloisonnement avec les cellules de l'assise la plus interne de l'écorce peut bien être prise pour l'assise externe du cylindre central, mais toutes les cellules de la masse centrale paraissant semblables entre elles, elles passent inaperçues en tant que cellules initiales.

Cette différenciation est si peu marquée dans le plan nodal que M. Schullerus à son tour ne l'a pas davantage reconnue. Il dit, il est vrai, n'avoir pas eu en vue spécialement l'étude de leur origine, mais il ajoute qu'il n'avait pas d'embryons assez jeunes pour cela, les laticifères ayant déjà atteint une longueur égale à quatre ou six fois celle des autres cellules (1).

Mais à propos de l'étude du latex, il indique plus loin (2) que les initiales se distinguent par leur contenu avant de se distinguer par leur forme.

Il résulte de ce dernier passage que chez les embryons qu'il possédait, les laticifères ne se distinguaient pas encore par leur forme des autres cellules. La contradiction qui résulte du rapprochement de ces deux passages montre assez que l'auteur a jugé plus simple d'adopter l'opinion de M. Schmalhausen que de la contrôler.

Le mode d'apparition des initiales étant indiqué, je ne

(1) Da ich mich nicht ausschliesslich auf die Entstehung der Milchsaftschläuche einlassen wollte und insbesondere nicht genug junge Samen von *Euphorbia Lathyris* meinem eigentlichen Versuchsobjecte haben konnte, gelang es mir nicht, die Entstehung jener Schläuche aus einzelnen Zellen direct zu beobachten. In allen untersuchten Embryonen hatten sie immer bereits eine Länge von 4-6 Zellen erreicht, ohne diese an Weite zu übertreffen. *Loc. cit.*, p. 36.

(2) Wenn die Milchzellen an der Embryokugel erkennbar werden, so fallen sie durch das eigenthümliche Lichtbrechungsvermögen ihres Inhaltes auf, ehe sie sich durch die Form von ihren Nachbarzellen auszeichnen, was schon Schmalhausen beobachtet hat. *Loc. cit.*, p. 54.

m'appesantirai pas sur les détails concernant la croissance et la répartition des tubes, car cette étude a été faite par les auteurs précédents, surtout par M. Schullerus. Il y a des tubes centraux et des tubes corticaux qui vont se terminer dans le méristème radiculaire. A propos de ces derniers, M. Schullerus (1) insiste sur ce qu'ils paraissent se rapprocher de l'axe en pénétrant dans la racine, et dit qu'il n'y a là qu'une apparence qui résulte d'une illusion due à ce que les assises de la coiffe, s'ajoutant à l'extérieur, augmentent le nombre des assises qui les entourent et les font paraître par suite plus éloignés de la périphérie.

Ce n'est point du tout une simple illusion, mais bien un fait réel que nous avons déjà indiqué plusieurs fois, et sur lequel nous reviendrons. Les laticifères ne se rapprochent peut-être pas du cylindre central, car celui-ci se rétrécit beaucoup en passant de la portion hypocotylée dans la portion radiculaire, mais ils se rapprochent de l'axe ou plutôt ils s'éloignent de l'épiderme, car ici c'est à l'épiderme qu'on doit demander le point de repère. Or celui-ci est très reconnaissable grâce à l'allongement radial de ses cellules, et il est facile en faisant une coupe transversale à ce niveau de voir que les laticifères se sont réellement éloignés de l'épiderme en passant de la tige dans la racine.

Il est difficile de comprendre comment cet auteur a pu écrire le passage suivant, à propos de la terminaison des laticifères dans les cotylédons. « *Alle endigen höchstens unter dem einschichtigen Pallisaden-Parenchym, und unmittelbar unter dessen dicht aneinander schliessenden Zellen erblickt man in der Spitze der Kotyledonen die grössten und zahlreichsten blasigen Erweiterungen* (2). »

En effet ces terminaisons (*c*) se font au contact de l'épiderme, et il est peu d'espèces où on les rencontre en aussi grand nombre (fig. 1, Pl. VI).

Dans le cours de sa description, M. Schullerus attribue à

(1) *Loc. cit.*, p. 39.
(2) *Loc. cit.*, p. 41.

l'appareil laticifère une origine corticale, et il décrit les tubes centraux comme étant des ramifications des tubes de l'écorce qui pénètrent à l'intérieur du cylindre central par les larges rayons médullaires. Nous n'insisterons pas sur la valeur de cette interprétation, car il résulte clairement de toutes les descriptions précédentes qu'elle ne saurait être admise; les tubes corticaux pouvant être plutôt, au moins certains d'entre eux, des ramifications des tubes centraux.

Je ferai remarquer enfin, que M. Schullerus déclarant n'avoir point trouvé trace d'anneau dans le nœud de l'embryon, ne signale nulle part la disposition que présente le système gemmulaire au-dessus du plan nodal, à l'intérieur du cône végétatif. Or ce système est formé par un grand nombre de prolongements dérivés des renflements primitifs, qui forment en dedans des faisceaux, un plexus annulaire très riche. Il suffit de jeter les yeux sur la fig. 2, Pl. 6 pour juger de la richesse de ce plexus et de sa complication. Quelques-uns des rameaux émanés de ce plexus se portent vers l'extérieur pour pénétrer dans les cotylédons, mais la plupart s'élèvent à l'intérieur du cône végétatif attendant l'époque de la germination pour prendre un développement considérable.

E. myrsinites. — Cette espèce a aussi été étudiée par M. Schmalhausen (1), qui décrit chez elle trois paires d'initiales.

L'embryon atteint une grandeur notable (fig. 3, Pl. 6) avant que l'on puisse déterminer rigoureusement la disposition de ces initiales. Cela tient surtout à ce que leur premier accroissement se fait dans la direction verticale, aussi peut-on les reconnaître aisément sur une coupe longitudinale, tandis qu'on ne les distingue dans le plan transversal par aucune différence de forme. Elles apparaissent comme toujours à l'intérieur de l'écorce, formant par leur ensemble

(1) *Loc. cit.*, p. 10.

un cercle presque complet. Ce cercle, ainsi que l'indiquent les coupes longitudinales, est situé dans le plan nodal. Serrées les unes contre les autres, elles constituent à la périphérie du cylindre central, de chaque côté, un arc qui est très voisin d'une demi-circonférence. Aussi les extrémités de ces arcs sont-elles séparées entre elles seulement par quelques cellules péricycliques. Cette interruption correspond d'ailleurs à l'échancrure cotylédonaire et devient plus accusée à un stade un peu plus avancé du développement.

Ces cellules initiales, au nombre d'une quinzaine de chaque côté, prennent dans le plan nodal un accroissement continu et bientôt elles surpassent de beaucoup les autres cellules par leur taille. Leur forme est alors (fig. 4, *i*), plus ou moins régulièrement quadrilatère, et elles se détachent très vivement sur le fond de la coupe formée de petites cellules. L'écorce qui était primitivement composée de trois assises est maintenant formée de quatre assises, et la cinquième est en voie de cloisonnement. La masse centrale commence à différencier ses cellules, en certains points de son pourtour. Cette apparence régulière ne subsiste pas longtemps. Chaque initiale se met à produire du côté externe un ou plusieurs prolongements qui se dirigent à travers les cellules de l'écorce, en s'insinuant entre elles par leur extrémité. Comme ces rameaux ont des directions très différentes, il en résulte bientôt un aspect assez compliqué.

Il est très difficile de comprendre pourquoi le nombre de trois paires d'initiales a été indiqué par M. Schmalhausen, car, outre l'asymétrie qu'il entraînerait forcément, on ne constate à aucune période du développement une apparence qui puisse expliquer ce nombre. Peut-être faut-il tout simplement se rappeler l'une des conclusions de cet auteur d'après laquelle le nombre de ces initiales est d'autant plus élevé que la plante considérée est plus grande. Alors, il est naturel que l'*E. myrsinites* qui est d'une taille supérieure à l'*E. Peplus* mais inférieure à l'*E. Lathyris*, ait un nombre de cellules ini-

tiales (6) intermédiaire à l'une (4), et à l'autre (8). Nous avons déjà vu en étudiant ces deux espèces que ces derniers nombres sont inexacts, nous venons de voir qu'il en est de même pour la première, par conséquent, les résultats fournis par M. Schmalhausen au sujet du nombre des initiales ne sauraient conduire à aucune conclusion exacte.

Le développement se poursuivant, les tubes nodaux forment un enchevêtrement très complexe, comme le montre la coupe passant par le plan nodal d'un embryon à un stade beaucoup plus avancé (fig. 5). Les renflements primitifs (*i*) en se pressant mutuellement, chevauchent les uns sur les autres, aussi leur ensemble occupe une épaisseur assez grande, et il est difficile de l'obtenir complet et susceptible d'une interprétation exacte. Dans la figure représentée, il manque quelques rameaux dont le trajet s'écartait du plan nodal, mais néanmoins cette figure permet de se faire une idée juste de la disposition de l'appareil laticifère dans la région nodale de l'*E. myrsinites*.

Arrivés dans les assises externes de l'écorce, les prolongements (*p*), émis par les initiales (*i*), se coudent brusquement et sortant du plan nodal se dirigent vers la radicule ou vers les cotylédons. Ceux qui se dirigent vers la radicule et qui sont les plus nombreux, descendent dans un plan vertical, situé dans les deux assises sous-épidermiques. Parvenus dans la région du collet, ils s'infléchissent vers le centre et se plaçant dans les deuxième et troisième assises sous-épidermiques, ils continuent leur trajet jusque dans le méristème. Ces tubes ont un diamètre peu différent de celui des cellules qui les entourent, car celles-ci sont assez petites, surtout celles de l'assise sous-épidermique. Vers leur extrémité, ces tubes s'amincissent beaucoup. A la périphérie du cylindre central on trouve de pareils tubes issus des renflements primitifs des initiales. Ces tubes sont séparés de l'écorce par une assise de cellules péricycliques qui est très nette même dans la portion corespondant à l'axe hypocotylé. En faisant une coupe transversale au-dessous du plan nodal, on constate que les tubes sont

nombreux chez cette espèce, les tubes centraux sont en nombre à peu près égal à celui des initiales, les corticaux sont beaucoup plus nombreux.

Les renflements primitifs envoient vers le haut des prolongements, qui pénétrant à l'intérieur des cotylédons, suivent la face interne de la seconde assise sous-épidermique, accompagnant les faisceaux et leurs subdivisions, ou courant à travers le parenchyme en s'y ramifiant dans tous les sens. On trouve des rameaux laticifères dans toutes les parties des cotylédons et comme chez les autres espèces, la plupart d'entre eux se terminent après s'être plus ou moins effilés au contact de l'épiderme de l'une ou l'autre face.

Tardivement, les initiales donnent du côté interne, des rameaux grêles et flexueux qui forment à la base du cône végétatif un plexus assez riche qui fournira plus tard le système laticifère de la tige entière, et représente alors le système gemmulaire des espèces précédentes.

E. spongiosa. — Les faibles dimensions de cet embryon et la grosseur relative des éléments qui le constituent rendent son étude assez facile. Les initiales à leur premier état de différenciation sont disposées en un cercle qui peut paraître interrompu de très bonne heure en face des échancrures cotylédonaires (*e*) (fig. 6, Pl. VI). Mais tout à fait au début, ce cercle est complet et les initiales (*i*), pressées les unes contre les autres, sont bien distinctes des cellules qui les entourent, par leur taille et par un léger épaississement de leur paroi. Elles sont situées immédiatement à l'intérieur de l'écorce formée de trois assises, et entourent une masse centrale de cellules, parmi lesquelles on ne voit encore aucune différenciation. Ce cercle d'initiales est situé dans le plan nodal, comme chez toutes les autres espèces déjà étudiées.

Ces initiales grandissent dans tous les sens, mais surtout dans le sens radial, poussant dans le plan nodal des prolongements qui arrivent jusque sous l'épiderme. En face des échancrures cotylédonaires, on voit des prolongements non

plus radiaux mais tangentiels émis par les initiales les plus voisines. Ces prolongements sont disposés de telle façon, que ceux d'un côté s'entrecroisent avec ceux venus du côté opposé. Ces prolongements nodaux que les renflements primitifs envoient à travers l'écorce se ramifient beaucoup, en sorte que l'aspect qui en résulte diffère notablement de celui que nous avons trouvé chez l'*E. falcata*. La disposition des tubes centraux et surtout corticaux augmente encore les différences entre l'appareil laticifère de ces deux espèces. Les tubes centraux au nombre de huit, émis directement par les renflements primitifs, suivent les flancs des faisceaux à la périphérie du cylindre central et vont se terminer dans le méristème. Les tubes corticaux issus des prolongements nodaux sont beaucoup trop nombreux pour pouvoir se loger dans une seule assise, aussi sont-ils répartis à peu près également sous l'épiderme et sous l'assise sous-épidermique. Ces tubes sont en outre susceptibles de se ramifier, et les rameaux qu'ils fournissent, après un trajet rectangulaire égal à la largeur d'une cellule, se coudent à angle droit pour suivre une direction parallèle à celle du tube dont ils proviennent. Ces tubes corticaux arrivés un peu au-dessus de la base d'insertion de la coiffe, s'infléchissent vers le centre, et les deux rangées concentriques qu'ils forment s'étant ainsi écartées de l'épiderme, ils continuent leur marche jusque dans le méristème terminal. Tous ces tubes, les centraux comme les corticaux, offrent dans leur diamètre des variations analogues à celles que nous avons indiquées à propos des autres espèces. Leur paroi est un peu plus épaissie que celle des cellules voisines, surtout dans leur portion ancienne.

A leur partie supérieure, les renflements primitifs émettent à un stade précoce des prolongements qui se dirigent à l'intérieur des cotylédons. Parmi ces prolongements les uns suivent les faisceaux cotylédonaires et leurs subdivisions, les autres marchent à travers le parenchyme dans sa région moyenne. Ces prolongements se ramifient beaucoup

dans leur parcours ; on peut très facilement suivre leurs rameaux sur une grande longueur entre deux files de cellules. On voit ainsi de ces portions de rameaux courir sous l'épiderme, soit en coupe longitudinale, soit en coupe transversale. Les cotylédons de cette espèce sont un bon exemple à choisir pour l'étude de la terminaison sous-épidermique des laticifères.

Enfin vers l'intérieur, les renflements primitifs donnent naissance à de nombreux tubes qui courent irrégulièrement sous le cône végétatif, pour former le système tigellaire.

E. Sauliana. — La coupe transversale de l'embryon a déjà acquis une grandeur notable quand les initiales commencent à se différencier. Celles-ci sont encore disposées en cercle, mais comme chez l'*E. Lathyris*, cette disposition régulière est vite modifiée, par les progrès du développement. En effet, ce cercle à un stade plus avancé peut paraître plus ou moins interrompu en face des échancrures cotylédonaires, tandis qu'au contraire il paraît doublé de part et d'autre de ces mêmes régions. Il y a là une perturbation que nous avons rencontrée plusieurs fois déjà, perturbation apportée par l'insertion des cotylédons.

Les renflements primitifs donnent naissance sur leur face externe à des prolongements qui se dirigent entre les cellules de l'écorce en se ramifiant. Après un trajet assez court, quoique sinueux, ils arrivent au contact de l'assise sous-épidermique et se coudent brusquement pour prendre une direction verticale du côté de la radicule. C'est toujours dans le plan nodal qu'apparaissent les initiales, comme l'indiquent les coupes longitudinales.

En suivant, sur des coupes longitudinales faites à un stade plus avancé, les prolongements nodaux arrivés sous l'assise sous-épidermique, nous voyons que les tubes corticaux qui en dérivent se dirigent en ligne droite à l'intérieur de cette assise, jusque dans la région du collet. Dans cette région ils s'infléchissent un peu vers le centre et poursuivent ensuite

plus radiaux mais tangentiels émis par les initiales les plus voisines. Ces prolongements sont disposés de telle façon, que ceux d'un côté s'entrecroisent avec ceux venus du côté opposé. Ces prolongements nodaux que les renflements primitifs envoient à travers l'écorce se ramifient beaucoup, en sorte que l'aspect qui en résulte diffère notablement de celui que nous avons trouvé chez l'*E. falcata*. La disposition des tubes centraux et surtout corticaux augmente encore les différences entre l'appareil laticifère de ces deux espèces. Les tubes centraux au nombre de huit, émis directement par les renflements primitifs, suivent les flancs des faisceaux à la périphérie du cylindre central et vont se terminer dans le méristème. Les tubes corticaux issus des prolongements nodaux sont beaucoup trop nombreux pour pouvoir se loger dans une seule assise, aussi sont-ils répartis à peu près également sous l'épiderme et sous l'assise sous-épidermique. Ces tubes sont en outre susceptibles de se ramifier, et les rameaux qu'ils fournissent, après un trajet rectangulaire égal à la largeur d'une cellule, se coudent à angle droit pour suivre une direction parallèle à celle du tube dont ils proviennent. Ces tubes corticaux arrivés un peu au-dessus de la base d'insertion de la coiffe, s'infléchissent vers le centre, et les deux rangées concentriques qu'ils forment s'étant ainsi écartées de l'épiderme, ils continuent leur marche jusque dans le méristème terminal. Tous ces tubes, les centraux comme les corticaux, offrent dans leur diamètre des variations analogues à celles que nous avons indiquées à propos des autres espèces. Leur paroi est un peu plus épaissie que celle des cellules voisines, surtout dans leur portion ancienne.

A leur partie supérieure, les renflements primitifs émettent à un stade précoce des prolongements qui se dirigent à l'intérieur des cotylédons. Parmi ces prolongements les uns suivent les faisceaux cotylédonaires et leurs subdivisions, les autres marchent à travers le parenchyme dans sa région moyenne. Ces prolongements se ramifient beaucoup

dans leur parcours; on peut très facilement suivre leurs rameaux sur une grande longueur entre deux files de cellules. On voit ainsi de ces portions de rameaux courir sous l'épiderme, soit en coupe longitudinale, soit en coupe transversale. Les cotylédons de cette espèce sont un bon exemple à choisir pour l'étude de la terminaison sous-épidermique des laticifères.

Enfin vers l'intérieur, les renflements primitifs donnent naissance à de nombreux tubes qui courent irrégulièrement sous le cône végétatif, pour former le système tigellaire.

E. Sauliana. — La coupe transversale de l'embryon a déjà acquis une grandeur notable quand les initiales commencent à se différencier. Celles-ci sont encore disposées en cercle, mais comme chez l'*E. Lathyris*, cette disposition régulière est vite modifiée, par les progrès du développement. En effet, ce cercle à un stade plus avancé peut paraître plus ou moins interrompu en face des échancrures cotylédonaires, tandis qu'au contraire il paraît doublé de part et d'autre de ces mêmes régions. Il y a là une perturbation que nous avons rencontrée plusieurs fois déjà, perturbation apportée par l'insertion des cotylédons.

Les renflements primitifs donnent naissance sur leur face externe à des prolongements qui se dirigent entre les cellules de l'écorce en se ramifiant. Après un trajet assez court, quoique sinueux, ils arrivent au contact de l'assise sous-épidermique et se coudent brusquement pour prendre une direction verticale du côté de la radicule. C'est toujours dans le plan nodal qu'apparaissent les initiales, comme l'indiquent les coupes longitudinales.

En suivant, sur des coupes longitudinales faites à un stade plus avancé, les prolongements nodaux arrivés sous l'assise sous-épidermique, nous voyons que les tubes corticaux qui en dérivent se dirigent en ligne droite à l'intérieur de cette assise, jusque dans la région du collet. Dans cette région ils s'infléchissent un peu vers le centre et poursuivent ensuite

leur marche jusque dans le méristème radiculaire. Les tubes centraux émis directement par les renflements primitifs sont assez nombreux. Huit d'entre eux accompagnent le flanc des quatre faisceaux libériens, les autres sont répartis entre ces faisceaux, au nombre de deux ou quatre pour chaque espace interfasciculaire.

Par leur face supérieure, les renflements primitifs envoient des prolongements qui vont se distribuer à l'intérieur des cotylédons en s'y terminant à la manière habituelle.

Par leur face interne, ils émettent des prolongements plus grêles qui courent entre les cellules du cône végétatif, formant tout autour de sa base au-dessus du plan nodal, un plexus très riche. C'est de ce plexus que proviendront comme d'ordinaire, les tubes qui formeront tout le système laticifère des portions aériennes de la plante, laquelle atteint une très grande taille.

E. portlandica. — L'appareil laticifère de cette espèce se rapproche, par sa disposition primitive au moins, du type décrit chez l'*E. falcata.* Les initiales nombreuses forment un cercle complet qui conserve son aspect régulier jusqu'à une époque avancée du développement (fig. 7, pl. 6) où les renflements primitifs ne se trouvent séparés de l'épiderme que par deux ou trois assises de cellules corticales. Ces renflements poussent sur leur face externe des prolongements radiaux qui se ramifient plus ou moins et suivent un trajet sinueux. Ces derniers arrivent au contact de l'assise sous-épidermique et se courbent vers le bas pour former les tubes corticaux; d'autres se continuent dans le plan nodal jusqu'au contact de l'assise épidermique sous laquelle ils se coudent brusquement pour se diriger vers le haut à l'intérieur des cotylédons.

Les tubes corticaux, sur la coupe longitudinale, suivent la face interne de l'assise sous-épidermique jusque vers le sommet de la radicule. Les tubes centraux issus des renflements primitifs sont au nombre de seize, huit d'entre eux

accompagnent le flanc des faisceaux comme c'est le cas général, les huit autres étant répartis à peu près également dans les espaces séparant les faisceaux. Tous ces tubes sont nettement séparés de l'écorce par une assise péricyclique. Les renflements primitifs émettent sur leur face supérieure d'autres prolongements qui s'enfoncent à l'intérieur des cotylédons, les uns suivent les faisceaux et leurs subdivisions, les autres traversent le parenchyme jusqu'à l'extrémité des cotylédons; outre ces tubes principaux, les cotylédons reçoivent aussi des rameaux issus des prolongements nodaux. Ceux-ci, ainsi que nous l'avons déjà vu, sont sous-épidermiques. Tous ces tubes se ramifient beaucoup à l'intérieur des tissus cotylédonaires et l'on peut suivre sur une certaine longueur leurs rameaux, aussi bien sous l'assise palissadique bien différenciée que sous l'épiderme contre lequel la plupart viennent se terminer. Le diamètre de ces tubes présente dans les différents points de leur trajet les particularités que nous rencontrons d'ordinaire, l'épaississement de leur paroi subit aussi les variations habituelles.

Les prolongements que les renflements primitifs produisent plus tard sur leur face interne forment autour de la base du cône végétatif un plexus très riche. Ces tubes gemmulaires sont destinés à prendre un grand développement lors de la germination.

E. spinosa. — Le mode d'apparition des cellules initiales chez l'*E. spinosa* se rapproche de celui déjà présenté par l'*E. Lathyris*. A la face interne de l'écorce formée de trois assises, ces initiales se montrent disposées en cercle, dans le plan transversal correspondant au plan nodal.

Ce cercle paraît très vite interrompu en face des échancrures cotylédonaires. Les initiales s'accroissant, leurs renflements primitifs donnent naissance, sur leur face externe, à des prolongements nodaux qui pénètrent entre les cellules de l'écorce. La disposition de ces derniers rappelle beaucoup celle que nous avons trouvée chez l'*E. falcata*, mais elle en

diffère en ce que tandis que chez cette dernière espèce les prolongements nodaux s'arrêtaient à la face interne de l'assise sous-épidermique, ils se continuent (*E. spinosa*) jusque sous l'épiderme.

Les tubes centraux sont aussi plus nombreux, car outre les huit tubes placés de part et d'autre des quatre faisceaux libériens, il y en a seize disséminés entre eux sur le même cercle. Tous sont nettement séparés de l'écorce par une assise péricyclique. Il n'est pas rare de voir un tube central produire un rameau qui peu après sa naissance suit une direction parallèle à celle du tube dont il provient. Ce rameau, séparé de ce dernier par une ou deux files de cellules, reste toujours contre la face interne de l'assise péricyclique.

Toutefois ce sont surtout les tubes corticaux qui possèdent cette propriété de se ramifier.

RÉSUMÉ (*Euphorbia*).

L'appareil laticifère est la première différenciation qui se manifeste dans l'embryon des Euphorbes.

Au début de son développement, cet embryon est formé par un petit nombre de cellules semblables entre elles, constituant, par leur ensemble, une masse sphérique portée par un court prolongement conique qui est le suspenseur. Mais bientôt, des différences surviennent entre ces cellules. Certaines d'entre elles ayant acquis la taille à laquelle les autres se divisent par une cloison, ne se cloisonnent pas et continuent à s'accroître, en même temps que leur contenu acquiert une réfringence plus grande que celle du contenu de leurs voisines. A partir de ce moment, ces cellules se distinguent par une individualité particulière, individualité qu'elles conserveront intégralement non seulement pendant la durée de formation de l'embryon, mais encore pendant le développement de celui-ci en plantule, et plus tard en plante adulte. Ces cellules sont les *cellules initiales* de l'appareil laticifère, ou plus brièvement les *cellules initiales*, et plus simplement encore les *initiales*.

Le lieu d'apparition de ces initiales est parfaitement déterminé. Chez toutes les Euphorbes, ces initiales se différencient aux dépens de la même assise, et sont toujours situées dans le même plan. Si l'on considère l'embryon comme une sphère dont le suspenseur est l'un des pôles, ce plan coïncide avec l'équateur de cette sphère. Dans ce plan, c'est la quatrième assise comptée à partir de l'extérieur qui leur donne naissance.

Dans le cas le plus simple (*E. Engelmanni*), ces initiales sont au nombre de quatre, situées isolément en quatre points symétriques par rapport à une ligne diamétrale avec laquelle coïncidera plus tard la trace du plan cotylédonaire. Dans d'autres espèces (*E. exigua*, *Peplus*), elles sont au nombre de huit, placées par paires aux mêmes points, ou groupées en plus grand nombre, formant alors quatre arcs affectant la même symétrie (*E. segetalis*).

Ailleurs, les deux arcs d'un même côté se réunissent en un seul qui atteint presque une demi-circonférence (*E. myrsinites*), et les initiales plus nombreuses sont alors disposées suivant un cercle, interrompu seulement aux deux extrémités de la trace du plan cotylédonaire, trace indiquée plus tard par une échancrure située à chacune de ses extrémités.

Enfin, dans le cas le plus fréquent, l'assise tout entière, située dans le plan équatorial, se transforme en cellules initiales, et celles-ci forment alors un cercle complet (*E. portandica*, *Lathyris*, *Falcata*, etc.)

Ces initiales atteignent une taille généralement supérieure à celle des cellules qui les entourent, puis leur croissance se localise en certains points. Dans le cas où elles sont pressées les unes contre les autres en cercle, c'est sur leur face externe que l'on voit proéminer un point de leur paroi. Cette proéminence s'exagère, formant un petit prolongement conique qui s'allonge peu à peu, en insinuant son extrémité entre les cellules des assises externes. A mesure qu'il s'allonge ce prolongement s'élargit, et bientôt il s'insère sur la cellule initiale par toute la largeur de sa face externe, en

sorte qu'il paraît la continuer directement dans ce plan. Mais, en général, celle-ci est un peu plus renflée, et l'on peut presque toujours distinguer son lieu d'origine par son *renflement primitif*.

Pendant qu'elle se comporte ainsi sur sa face externe, l'initiale émet pareillement un semblable prolongement sur ses faces inférieure et supérieure, tournées, la première, vers le suspenseur, la seconde dans la direction opposée. A cette phase, l'initiale primitivement cubique est devenue une cellule trifurquée. La forme de l'embryon s'est modifiée, elle aussi, par suite de la multiplication active des autres cellules. Elle est notablement allongée dans le sens de l'axe, et le plan équatorial de la sphère primitive se trouve maintenant plus éloigné du suspenseur. On ne saurait donc le désigner sous le même nom ; mais comme les deux saillies cotylédonaires se forment au-dessus de lui, et qu'il marquera dans la suite la base d'insertion des cotylédons, nous l'appellerons désormais le *plan nodal*.

C'est dans ce plan nodal que se trouvent les renflements primitifs des initiales devenues maintenant des cellules trifurquées. Leurs prolongements supérieurs sont les *prolongements ou tubes cotylédonaires*, les inférieurs sont les *prolongements ou tubes centraux*, les prolongements externes situés dans le plan nodal sont les *prolongements nodaux* qui, se continuant, donnent les *tubes corticaux*.

L'assise-mère des initiales est devenue facile à définir au point de vue anatomique, par suite des différenciations produites dans l'embryon. Elle forme l'assise externe du cylindre central, et les assises cellulaires placées en dehors d'elle constituent l'écorce. Sur les coupes longitudinales, on reconnaît aisément la ligne de démarcation entre ces deux régions.

Les prolongements nodaux se dirigent vers l'extérieur en rayonnant dans le plan nodal ; ils atteignent l'assise épidermique (*E. helioscopia*), l'assise sous-épidermique (*E. falcata*), ou seulement les assises de la région moyenne de l'écorce,

puis se coudent brusquement vers la radicule. Ces prolongements offrent un aspect très varié, suivant les différentes espèces d'Euphorbes considérées. Ils peuvent d'abord se ramifier plus ou moins dans le plan nodal, et être disposés comme autant de rayons (*E. helioscopia*), ou bien avoir un trajet irrégulier et diversement contourné (*E. portlandica*). Mais les différences les plus caractéristiques qu'ils présentent, sont liées aux variations de nombre des initiales elles-mêmes.

En effet, quand celles-ci occupent le cercle entier, il leur suffit de s'allonger radialement, pour que l'écorce reçoive, également dans toute sa périphérie, les prolongements qu'elles émettent. Mais quand elles sont localisées suivant deux arcs, il faut que les initiales placées aux extrémités de ces arcs, infléchissent leurs prolongements vers la direction tangentielle, pour se rendre dans les portions de l'écorce situées en face des points où leur cercle est interrompu (*E. myrsinites*).

Cette inflexion doit s'exagérer dans le cas où elles sont localisées suivant des régions plus étroites; et, enfin, elle atteint son maximum, quand les initiales sont réduites au nombre de huit placées par quatre paires *E. exigua*), ou de quatre situées isolément (*E. Engelmanni*). Dans ce cas, les prolongements nodaux naissent non plus sur leur face externe, mais sur leurs faces latérales, et sont au nombre de deux pour chaque initiale. Ils s'allongent en suivant, dans le plan nodal, la face interne de l'écorce, et décrivent une portion plus ou moins complète de la circonférence avant de s'infléchir vers l'extérieur, en insinuant entre les cellules corticales leur extrémité, qui arrive au contact de l'assise épidermique (*E. Peplus*), ou de l'assise sous-épidermique (*E. exigua*). Sur leur parcours circulaire, ces prolongements principaux émettent des rameaux qui partent de leur face externe, se dirigent obliquement à travers l'écorce, et arrivent, par leur extrémité, au contact de l'assise épidermique (*E. Peplus*), sous-épidermique (*E. exigua*). L'aspect de

ces rameaux ne diffère en rien de celui des terminaisons des prolongements qui leur donnent naissance; aussi les uns et les autres forment-ils dans l'écorce un ensemble homogène. Qnand le développement de l'embryon est plus avancé, on a l'apparence d'un anneau formé de tubes accolés intimement entre eux, anneau duquel partent un grand nombre de tubes un peu plus étroits, qui se dirigent vers la périphérie en rayonnant. Tout cet ensemble constitue le système nodal.

Arrivés à la face interne de l'épiderme ou de l'assise sous-épidermique, ou des assises plus internes de l'écorce, ces tubes, qu'ils naissent directement des renflements primitifs, comme chez l'*E. falcata*, ou seulement des prolongements circulaires issus de ces derniers, comme chez l'*E. exigua*, se courbent brusquement vers la radicule, et continuent de s'allonger en direction verticale, en suivant la face interne de l'assise sous laquelle ils se sont courbés. En raison de leur situation, nous avons désigné ces tubes sous le nom de *tubes corticaux*. Comme ils croissent plus rapidement que les parties qui les entourent, ils arrivent bientôt dans la région du collet, où ils subissent une modification dans leur parcours. En effet, un peu avant d'atteindre le niveau de la base d'insertion de la coiffe, leur extrémité s'infléchit vers l'intérieur, traverse obliquement l'assise placée immédiatement en dedans, et parvenue à la face interne de celle-ci, elle la suit jusque dans le sommet terminal de la racine. Si les tubes corticaux sont sous-épidermiques dans la portion hypocotylée, ils passent sous l'assise subéreuse, dans la radicule; s'ils sont à l'intérieur de l'assise sous-épidermique, ils passent à l'intérieur de l'assise sous-subéreuse; enfin, s'ils sont plus profonds, ils s'enfoncent encore de l'épaisseur d'une assise. Dans quelques cas, ils peuvent traverser la région du collet sans éprouver cette déviation. Dans ces cas, ils sont séparés de l'épiderme de la portion hypocotylée par une assise cellulaire au moins.

Cette inflexion est particulièrement intéressante, car elle semble indiquer que ces tubes ne sauraient exister au contact direct du milieu extérieur. Dans la portion hypocotylée, l'épiderme persistant les recouvre toujours et peut les protéger; aussi restent-ils accolés à sa face interne (*E. exigua, Peplus*). Au contraire, l'épiderme de la racine est caduc; il disparaît de très bonne heure, après avoir contribué à former l'assise pilifère; aussi les laticifères ne restent-ils pas à sa face interne, mais un peu avant de l'atteindre s'enfoncent-ils sous l'assise qui leur était sous-jacente. Cette assise, par ses propriétés et son rôle, remplace l'épiderme; elle les protège dans la racine, comme l'épiderme les protège dans la tige; donc, au point de vue physiologique, on pourrait considérer leur situation dans la racine comme identique à celle qu'ils ont dans la portion hypocotylée de la tige, l'assise subéreuse représentant l'épiderme. Une conséquence à tirer de ce fait, c'est que nous devons nous attendre à ne jamais rencontrer les tubes laticifères au contact immédiat de la surface.

Pendant que les prolongements nodaux se développent ainsi, et donnent naissance aux tubes corticaux, les prolongements inférieurs s'allongent en suivant la périphérie du cylindre central, et arrivent bientôt dans la région radiculaire, où ils sont généralement situés à la face interne de l'assise péricyclique. Continuant à devancer dans leur croissance les éléments voisins, ils atteignent enfin le sommet de la radicule, et demeurent désormais, par leur extrémité, en contact avec les cellules cubiques du méristème. Ces tubes centraux sont au nombre de huit (*E. exigua*), placés symétriquement suivant un cercle qui limite le cylindre central dans sa portion hypocotylée; ils sont au nombre de douze dans l'*E. Lathyris* qui, au lieu de présenter quatre faisceaux comme l'*E. exigua*, en présente six; enfin, ce nombre peut être plus grand encore, soit parce que le nombre des initiales envoyant des prolongements inférieurs est plus élevé, car chez l'*E. Lathyris*, notamment, toutes les initiales ne pro-

duisent pas de tubes centraux, soit parce que ces tubes eux mêmes sont susceptibles de se ramifier. Outre ces tubes corticaux et centraux, il peut en exister d'autres qui naissent de la face interne des renflements primitifs, et se dirigent vers le bas en pénétrant dans la moelle. Ces tubes, qui forment le *système médullaire*, sont peu répandus. Quand ils existent, leur nombre est restreint; ils se tiennent d'ordinaire dans la zone externe de la moelle, et atteignent, par leur extrémité, le méristème radiculaire.

La séparation entre les systèmes cortical, central et médullaire n'est pas toujours aussi complète que nous venons de l'indiquer, en les distinguant à partir des renflements primitifs d'où ils dérivent tous.

Dans certaines espèces en effet, les tubes centraux envoient dans l'écorce des rameaux qui s'ajoutent au système cortical issu directement des renflements primitifs; quelquefois même les rameaux fournis par les tubes centraux, en des points différents de leur parcours, constituent exclusivement le système cortical.

Les tubes centraux se comportant vis-à-vis de la moelle comme ils le font pour l'écorce, la fusion entre le système central et le système médullaire peut aussi se rencontrer.

Tous ces tubes sont sensiblement cylindriques dans leur portion supérieure, et coniques dans leur extrémité inférieure, laquelle se termine en pointe plus ou moins effilée. Leur diamètre varie suivant les espèces, mais dans des limites peu étendues. L'épaississement de leur paroi est plus accusé que celui des cellules qui les entourent; dans certaines espèces même, cet épaississement est très marqué. Ils offrent un autre caractère qui a été signalé depuis longtemps. C'est que tandis que leur paroi suit une ligne droite dans leur portion cylindrique, elle décrit dans sa portion conique une série de petites courbes très irrégulières. Plus tard ce contour se régularise, le tube s'arrondit en s'élargissant et sa paroi semble se tendre pour devenir rectiligne.

Quand on les étudie sur des coupes transversales, ils présentent par suite un aspect très différent suivant qu'on les considère au voisinage des renflements primitifs, ou près du sommet de la radicule.

Dans le premier cas, leurs sections sont arrondies et leur paroi est épaissie, dans le second leurs sections forment des triangles curvilignes et leur paroi est moins épaissie ; en même temps d'ailleurs qu'elles changent de forme, ces sections diminuent beaucoup de grandeur. Il résulte de ce que nous avons déjà dit en étudiant le mode de développement des différents systèmes que possède l'axe de l'embryon, que leur distribution est très variable. Une simple coupe transversale menée dans la région hypocotylée par exemple, montre dans chaque espèce un aspect particulier qui suffit parfois pour la caractériser. C'est ainsi qu'on trouve le cercle formé par les tubes corticaux au contact de l'épiderme (*E. exigua*), tandis qu'il est à l'intérieur de l'assise sous-épidermique (*E. Engelmanni*).

Nous avons laissé les prolongements supérieurs issus des renflements primitifs, au moment où ils s'enfonçaient dans le tissu encore homogène des cotylédons. Ces prolongements croissent rapidement, prennent en général un développement plus grand que les précédents et parfois même considérable, car ils atteignent l'extrémité des cotylédons et suivent ceux-ci dans toute leur étendue qui est parfois très grande.

Ils donnent de part et d'autre des branches qui s'allongent dans le plan cotylédonaire et parcourent les cotylédons jusqu'à leur extrémité. Ces prolongements cotylédonaires et leurs branches sont bientôt accompagnés par les faisceaux cotylédonaires qui se différencient tout le long de leur parcours. Mais de même que tous les prolongements peuvent ne pas se trouver au contact des faisceaux, toutes les branches qu'ils donnent ne sont pas accompagnées par les subdivisions fasciculaires. En effet, certains d'entre eux restent sur tout leur parcours entourés de parenchyme, il en est

de même de la plupart des branches que tous produisent en grand nombre. Ces branches sont susceptibles de se ramifier à leur tour et leurs rameaux vont ramper sous la couche palissadique et sous l'épiderme de l'une et l'autre face, au contact duquel ils se terminent par des extrémités très grêles. Il est d'autres rameaux au contraire, qui, naissant des prolongements voisins des faisceaux ou des branches accompagnant les subdivisions fasciculaires, restent sur toute leur longueur en contact avec ces faisceaux ou leurs subdivisions en les contournant diversement.

Nous avons supposé que les prolongements cotylédonaires issus des renflements primitifs s'élevaient directement dans le cotylédon correspondant, mais il arrive souvent que certaines initiales voisines des échancrures cotylédonaires envoient leurs prolongements supérieurs dans le cotylédon situé du côté opposé au leur en décrivant une courbe située dans la région nodale. Enfin, outre ces tubes principaux qui suivent toujours leur région moyenne, les cotylédons reçoivent des branches moins importantes venues du système cortical. Ces branches pénètrent à la base des cotylédons dans leur région externe, souvent même elles sont sous-épidermiques. Elles contribuent surtout, grâce à leur ramification, à fournir la base de ces organes de rameaux laticifères.

Tous ces tubes cotylédonaires présentent les particularités que nous avons signalées pour les tubes de l'axe. Souvent le diamètre des tubes qui longent les faisceaux est un peu plus grand que celui des autres, mais toujours ce diamètre va en diminuant de la base au sommet des cotylédons, de même que diminue dans ce sens celui des rameaux auxquels ils donnent naissance.

Quand les cotylédons sont complètement développés, la présence des tubes laticifères donne aux coupes faites à travers leur tissu un aspect très particulier.

En effet, outre les portions longitudinales de ces tubes rencontrées par les coupes, celles-ci se montrent criblées

de nombreuses ouvertures qui correspondent à leurs sections transversales. Ces ouvertures sont grandes et arrondies dans la région moyenne du tissu, elles sont plus petites et en forme de triangles curvilignes au voisinage des deux faces et plus petites encore et tout à fait triangulaires au contact de l'épiderme. Certaines espèces possèdent dans leurs cotylédons une telle profusion de ces rameaux laticifères qu'il serait fort difficile de trouver une cellule du parenchyme qui ne fût pas en contact avec l'un d'eux au moins par un de ses points.

Enfin, dans l'embryon des Euphorbes, il y a encore un autre système de prolongements laticifères. Ceux-ci naissent tardivement de la face interne des renflements primitifs et suivent un trajet irrégulier, parfois très sinueux, au-dessous du cône végétatif. Quand ils sont nombreux et allongés, ils forment en s'enchevêtrant les uns les autres un plexus annulaire autour de la base du cône. Ce plexus peut être très compliqué et s'étendre au-dessus du plan nodal en suivant les flancs de ce cône qui est dans ce cas très développé.

Les extrémités de ces tubes internes sont grêles comme ces tubes eux-mêmes et montant vers le sommet se terminent sans approcher jamais de l'épiderme dont ils sont séparés d'ordinaire par trois ou quatre assises cellulaires. Ces tubes constituent le *système gemmulaire* qui n'acquiert pas dans l'embryon un développement aussi grand que les autres systèmes et peut même être parfois très réduit, mais qui a une importance très grande, car il est destiné à former le système laticifère de la tigelle lors de la germination, et plus tard celui de la tige et de ses annexes. En l'étudiant pendant la germination, nous verrons comment il se comporte, puis nous suivrons le mode de formation de l'appareil de la plante adulte aux dépens de l'appareil embryonnaire.

CROTON.

Croton pungens. — Dans l'embryon de cette plante l'appareil laticifère se différencie encore de très bonne heure et les cellules initiales qui le constituent apparaissent dans la même région que dans celui des Euphorbes, c'est-à-dire dans le plan nodal. Mais au lieu d'être situées sur un cercle unique, elles sont réparties sur deux cercles concentriques. l'un de ces cercles est formé par l'assise périphérique du cylindre central, l'autre plus extérieur est limité en dehors par la seconde assise sous-épidermique. Sur ces cercles les initiales ne sont pas accolées l'une à l'autre, mais séparées entre elles par plusieurs cellules de parenchyme.

Leur premier accroissement se fait exclusivement en direction longitudinale, tant vers leur partie supérieure que vers leur partie inférieure, aussi les distingue-t-on aisément sur des coupes longitudinales, alors que sur des coupes transversales, elles ne manifestent leur présence par aucune modification spéciale.

Avec les progrès du développement les prolongements qu'elles ont émis par leur face inférieure arrivent jusqu'au sommet de la radicule. Les prolongements issus des initiales appartenant au cercle interne suivent la périphérie du cylindre central. Ceux au contraire qui proviennent des initiales appartenant au cercle externe parcourent aussi toute la longueur de l'axe mais restent dans l'écorce où elles suivent un trajet un peu flexueux.

La séparation entre le système central et le système cortical semble donc ici être complète, et cette disposition pourrait être invoquée pour justifier la distinction adoptée chez les Euphorbes.

Ces prolongements, soit centraux, soit corticaux forment des tubes régulièrement cylindriques dans la plus grande partie de leur longueur; vers leur extrémité inférieure, ils s'amincissent, leur trajet n'est plus aussi rectiligne, et leur section devient plus ou moins triangulaire. Leur paroi est

très peu épaissie, leur diamètre est toujours inférieur à celui des cellules de l'écorce qui les entourent.

Les prolongements émis par les initiales, sur leur face supérieure, s'enfoncent entre les cellules qui constituent le tissu encore homogène des cotylédons; ces prolongements qu'ils soient issus de l'un ou de l'autre cercle de renflements primitifs, suivent à l'intérieur des cotylédons la région moyenne des tissus jusqu'à leur extrémité. Quand le développement de l'embryon est achevé, on voit la plupart d'entre eux sur la face externe des faisceaux, donnant des branches qui accompagnent de même les subdivisions de ces derniers, les autres sont plongés au milieu du parenchyme. Ces prolongements cotylédonaires ne se ramifient pas beaucoup, aussi le tissu cotylédonaire peu sillonné par leurs rameaux ne présente plus sur les coupes cet aspect spécial que nous ont offert les Euphorbes. Tandis que chez ces dernières les cotylédons se montraient criblés dans toute leur épaisseur, par les sections de ces organes, ces sections ne se rencontrent guère ici que dans leur région moyenne.

L'appareil laticifère dans ce Croton présente encore d'autres différences avec celui des Euphorbes. En effet, les prolongements supérieurs et inférieurs sont les seuls que fournissent les initiales. Il n'y a point ici de prolongements nodaux, car les tubes corticaux naissent directement d'initiales spéciales, et ces dernières ne présentent aucune dilatation qui puisse justifier le nom de renflement primitif. La coupe passant par le plan nodal ne diffère en rien des coupes faites au-dessous de ce plan; elle n'offre plus cette disposition caractéristique que nous avons rencontrée chez les Euphorbes. Les prolongements internes destinés à fournir le système laticifère des portions aériennes de la plante ne se produisent que plus tard.

Nous avons dit que les prolongements inférieurs n'arrivaient pas jusque dans le méristème terminal. En effet dans l'embryon complètement développé, les tubes centraux s'arrêtent toujours à quelque distance des cellules initiales

de la racine, quant aux tubes corticaux, ils en sont encore plus éloignés. On les voit en effet se terminer dans la région où s'insère la base de la coiffe.

HURA.

Hura crepitans. — La différenciation de l'appareil est poussée très loin dans l'embryon de l'*Hura crepitans.* Les tubes sont nombreux et gros et leur paroi est très fortement épaissie. Ces tubes partant de la région nodale se continuent jusque dans le sommet radiculaire, les centraux sont disposés à la périphérie du cylindre central, les corticaux sont disséminés dans les assises internes de l'écorce ; en sorte que l'on ne peut guère distinguer les uns des autres, tous ensemble paraissent entourer le cylindre central et former un système unique. Sur leur parcours ils émettent vers l'extérieur des rameaux qui se dirigent transversalement au milieu de l'écorce en se ramifiant eux-mêmes plus ou moins. Ces rameaux très nombreux donnent à cette région une apparence tout à fait spéciale ; sur les coupes transversales on peut les suivre jusque sous l'épiderme où ils se terminent en pointe, et chacune de ces coupes faites à travers l'axe à différents niveaux, donne à cause de ces tubes radiaux l'illusion d'une coupe passant par le plan nodal. En réalité, la complication dans le plan nodal est un peu plus grande et les renflements primitifs, au lieu de donner comme les tubes longitudinaux des rameaux rayonnants, donnent des prolongements en forme d'arcs qui constituent autour du cylindre central un plexus élégant. Ils envoient en outre des prolongements cotylédonaires qui sont régulièrement distribués à la face externe des faisceaux, formant à la base de chaque cotylédon une large nappe tubulaire dont la section figure un arc presque ininterrompu. Ces prolongements se séparent bientôt pour suivre les différents faisceaux qui constituent de véritables nervures saillantes à la surface. Ils se ramifient beaucoup et envoient leurs rameaux dans toutes les assises du parenchyme. Outre les prolongements supé-

rieurs émanés directement des renflements primitifs, les cotylédons reçoivent encore des branches provenant des tubes corticaux, qui se ramifient aussi à leur intérieur. On peut aisément voir les laticifères courir soit sous l'assise palissadique, soit sous l'épiderme de l'une ou l'autre face avant leur terminaison.

Dans le cône végétatif, on constate la présence de rameaux nombreux qui forment dans toute sa hauteur un plexus compliqué. Ce cône étant bien développé, on peut obtenir au-dessus du plan nodal, plusieurs coupes superposées, qui, toutes, montrent ce plexus gemmulaire sous un aspect à peu près semblable.

JATROPHA.

Jatropha Curcas. — C'est dans l'embryon complètement formé que j'ai étudié le système laticifère. Par conséquent, je ne puis décrire son développement dans toutes ses phases, mais seulement reconstituer celui-ci dans ses traits généraux. C'est encore dans le plan nodal à la face interne de l'écorce que se trouvent les renflements primitifs. De ceux-ci partent des prolongements inférieurs qui suivent la périphérie du cylindre central et des prolongements supérieurs qui pénètrent à l'intérieur des cotylédons. Les premiers ont un parcours régulier qui peut être suivi dans toute sa longueur sur les coupes longitudinales ; ils donnent successivement un assez grand nombre de rameaux qui se dirigent obliquement à travers l'écorce et s'y ramifient eux-mêmes plusieurs fois. Ces prolongements inférieurs ou tubes centraux atteignent un grand diamètre et leur paroi s'épaissit notablement. Dans la région du collet, leur disposition en cercle est modifiée par la production de racines latérales qui s'insèrent au bas de la portion hypocotylée de l'axe. Ces racines latérales, au nombre de quatre, disposées symétriquement par rapport à l'axe, arrivent par leur extrémité au contact de l'épiderme qu'elles soulèvent un peu, formant ainsi quatre saillies visibles à l'extérieur. Les tubes centraux passent dans les espaces

ménagés entre leurs bases d'insertion au cylindre central, et se trouvent dans ce point très près les uns des autres, décrivant des sinuosités parfois très accusées.

Le système cortical ne saurait être distingué ici de la même façon que chez les Euphorbes, car il est composé exclusivement de rameaux issus des tubes centraux aux divers points de leur parcours. Ces rameaux ne suivent pas une direction verticale, mais courent obliquement vers l'extérieur en donnant de nouveaux rameaux qui vont à travers l'écorce dans tous les sens. Ceux-là sont plus petits que les tubes centraux et ceux qu'ils produisent à leur tour sont de plus en plus petits.

Les prolongements supérieurs parcourent les cotylédons dans toute leur longueur; ils se ramifient un grand nombre de fois pour accompagner les nombreuses subdivisions des faisceaux. Ces prolongements et leurs branches donnent en outre des rameaux au parenchyme. Ceux-ci sont abondants surtout dans la région moyenne de ce tissu et beaucoup plus rares au voisinage de l'une ou l'autre face, particulièrement de la face externe ou inférieure.

Outre ces prolongements supérieurs et inférieurs, les renflements primitifs en produisent d'autres sur leur face interne qui se dirigent dans le plan nodal. Ces derniers forment dans ce plan, un plexus annulaire entourant le cylindre central. De ce plexus partent des tubes un peu plus étroits, qui s'avancent vers l'intérieur du cône végétatif où ils constituent le système gemmulaire.

ALEURITES.

Aleurites triloba. — C'est toujours de la région nodale que partent les tubes, ainsi qu'on peut le reconnaître dans l'embryon complètement développé, par l'épaisseur plus grande de leur paroi et par leur diamètre qui surpasse dans cette région celui des autres parties de leur parcours. Leurs extrémités sont comme d'ordinaire plus ou moins effilées. Ces tubes sont disposés irrégulièrement à la péri-

phérie du cylindre central, leur trajet est sinueux, et ils donnent en divers points de leur face externe des branches qui se dirigent obliquement à travers l'écorce. Ces branches corticales se ramifient à leur tour dans leur marche beaucoup plus sinueuse encore que celle des tubes centraux, et comme les rameaux qu'ils produisent se comportent comme eux et décrivent parfois des trajets en zig-zag, l'aspect de l'écorce de cet embryon présente un caractère assez spécial.

Par suite de cette disposition, on ne saurait distinguer dans l'appareil un système central et un système cortical.

On trouve en outre dans la moelle des tubes se dirigeant vers la radicule. Ces tubes n'ont pas un parcours rectiligne, mais ils sont moins contournés que ceux de l'écorce; ils sont disséminés dans la région périphérique de la moelle. La plupart d'entre eux proviennent directement des renflements primitifs du plan nodal, les autres naissent à différentes hauteurs des tubes centraux de la face interne desquels ils partent sous un angle assez ouvert.

Le caractère le plus frappant des tubes laticifères chez l'*Aleurites triloba*, c'est leur puissance de ramification, jointe à l'irrégularité de leur marche. Ils sillonnent l'axe dans toutes ses parties, mais sans qu'on puisse séparer l'un de l'autre les systèmes cortical, central et médullaire. Cette puissance de ramification se retrouve d'ailleurs dans les cotylédons dont le tissu se montre criblé de tubes.

Il est intéressant de rappeler ici que Höhnel (1) et Müller (2) qui ont étudié des morceaux d'écorce de cette plante ne font aucune mention de ces organes, mais ce qui ajoute encore plus d'intérêt, c'est que M. F. Pax, qui signale (3) cette omission, décrit l'appareil laticifère comme formé de cellules en files, les unes courtes, les autres plus longues, caractère sur lequel il s'appuie pour former un groupe particulier

(1) *Gerberrinden*, 1880, Berlin, p. 18.
(2) *Anatomie der Baumrinden*, Berlin, 1882.
(3) Engler, *Botanische Jahrbücher*, t. V, 1884, p. 404.

comprenant le genre *Aleurites* et quelques autres. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce fait en nous occupant du rôle des laticifères dans la classification.

HIPPOMANE.

Hippomane Mancenilla. — Les laticifères ne forment pas de plexus dans le plan nodal de l'embryon du mancenillier, ou tout au moins ce plexus est très réduit. Les tubes corticaux nombreux sont répartis dans les régions interne et moyenne de l'écorce. Les cotylédons sont abondamment pourvus de tubes laticifères. La section de ces cotylédons rappelle tout à fait celle que nous ont offerte les cotylédons des Euphorbes. Le diamètre de ces tubes est également comparable à celui des tubes de ces plantes; leur paroi toutefois est moins épaissie que celle de la plupart d'entre ces derniers.

STILLINGIA.

Stillingia sebifera. — L'aspect de l'appareil dans l'embryon complètement développé rappelle celui du *C oton pungens*. Dans le plan nodal, les renflements primitifs ne se distinguent par aucun caractère, et on ne rencontre aucune trace de plexus. Les tubes centraux disposés à la face interne de l'écorce, sont localisés à la face externe des faisceaux qui forment quatre saillies arrondies donnant à la section du cylindre central une forme losangique. Les tubes corticaux très nombreux se trouvent surtout dans la région interne de l'écorce, le diamètre des plus gros est un peu supérieur à celui des tubes centraux; ils prennent une direction irrégulière qui les rend difficiles à suivre sur toute leur longueur.

Les prolongements cotylédonaires qui suivent la face externe des faisceaux ont un parcours plus régulier et peuvent être plus facilement suivis; on peut aussi les voir sous l'assise palissadique ou sous l'assise sous-épidermique de la face inférieure du cotylédon.

ADENOPELTIS.

Adenopeltis colliquaya. — La disposition de l'appareil rappelle le type *Croton*. Les tubes centraux moins nombreux sont rangés à peu près régulièrement en un cercle, mais par contre les tubes corticaux sont en très grand nombre. Ces derniers se trouvent dans la région externe de l'écorce, c'est l'inverse de ce que nous venons de voir dans le *Stillingia* où ils sont surtout répandus dans la région interne.

Mais ce qui caractérise particulièrement cet appareil, c'est la richesse extraordinaire des rameaux cotylédonaires. Les cotylédons très grands et assez épais sont sillonnés en tous sens par ces éléments qui courent entre toutes les assises cellulaires de leur tissu. On peut les voir ainsi très facilement sous l'épiderme de l'une ou l'autre face.

SEBASTIANIA.

Sebastiania Schlechtendaliana. — La disposition générale est la même que dans l'*Adenopeltis colliquaya.* Les tubes centraux forment un cercle unique à la périphérie du cylindre central. Les tubes corticaux occupent dans l'écorce une étendue beaucoup plus grande que dans le cas précédent. Ils sont disséminés en effet dans toute son épaisseur, à l'exception de deux ou trois assises internes. Les prolongements cotylédonaires sont également nombreux et d'assez grand diamètre. Ils se ramifient abondamment et envoient à travers le parenchyme des rameaux qui le sillonnent en tous sens, allant pour la plupart se terminer au contact de l'épiderme de l'une ou l'autre face.

RÉSUMÉ (*Euphorbiacées*).

Si nous voulons résumer dans ses traits essentiels l'histoire du développement de l'appareil laticifère dans la famille des Euphorbiacées, nous n'aurons que peu de modifications à apporter à la description générale que nous

avons donnée de cette histoire dans le genre *Euphorbia* (v. p.7).

Chez toutes les plantes que nous avons étudiées, l'appareil laticifère naît en effet de très bonne heure dans l'embryon, aux dépens de cellules situées dans le plan nodal et appartenant à l'assise externe du cylindre central. Seul, le genre *Croton* nous a montré un second cercle de ces cellules initiales placé en dehors du précédent, au milieu de l'écorce.

Dans la plupart des cas, les initiales nombreuses forment l'assise entière et constituent un cercle complet dans le plan nodal. Parfois, elles forment seulement des portions de cette assise réparties suivant quatre arcs symétriquement placés par rapport au plan cotylédonaire. Ces arcs peuvent comprendre un nombre de cellules initiales de plus en plus petit suivant les espèces, réduit à deux (*Euphorbia exigua*) et même à une seule (*Euph. Engelmanni*). Dans ce dernier cas, les initiales sont au nombre de quatre, nombre le plus faible que nous ayons rencontré.

Ces initiales envoient ensuite des prolongements supérieurs ou cotylédonaires, et des prolongements inférieurs qui se distinguent généralement dès leur origine en tubes centraux et tubes corticaux, suivant, les premiers, la périphérie du cylindre central, les seconds une assise plus ou moins profonde de l'écorce.

Les tubes cotylédonaires parcourent les cotylédons dans toute leur longueur, se ramifiant beaucoup à leur intérieur et envoyant leurs rameaux dans toutes les assises de leur tissu (*Euphorbia*, *Adenopeltis*, *Hippomane*, etc.); d'autres fois, ils se ramifient peu et leurs rameaux sont presque localisés dans la région médiane du tissu cotylédonaire (*Croton*).

La distinction entre le système formé par les tubes corticaux et le système formé par les tubes centraux est complètement réalisée dans le genre *Croton*, car ils dérivent de cellules initiales distinctes. Elle est moins complète dans les autres genres, car les deux catégories de tubes naissent

aux dépens des mêmes initiales, mais généralement ils se séparent dès leur origine, les tubes centraux descendant verticalement vers la radicule, tandis que les tubes corticaux se dirigent horizontalement et ne prennent leur direction verticale descendante, qu'après un parcours plus ou moins long dans le plan nodal (*Euphorbia exigua falcata*, etc.).

La distinction entre le système cortical et le système central est moins complète encore, quand les tubes corticaux prennent dès leur naissance une direction descendante oblique (*Euph. Lathyris*), ou quand les tubes centraux naissent des mêmes prolongements que les tubes corticaux en des points très voisins (*Euphorbia heterophylla*).

Enfin, cette distinction ne saurait plus être faite dans les cas où les tubes corticaux naissent des tubes centraux eux-mêmes, à divers points de leur longueur (*Jatropha Curcas*). La fusion est alors complète entre les divers systèmes de l'axe.

Outre les tubes centraux et corticaux, il peut exister aussi des tubes médullaires et ces derniers peuvent naître directement des renflements primitifs, ou au contraire provenir des tubes centraux à diverses hauteurs; si, dans ce cas, les tubes corticaux ont la même origine, la fusion des systèmes central, cortical et médullaire se trouve réalisée (*Aleurites triloba*).

Tous ces tubes de l'axe pénètrent en général dans le sommet radiculaire et suivent ce dernier dans sa croissance en demeurant par leur extrémité inférieure au milieu des cellules cubiques du méristème.

Plus tard, les renflements primitifs donnent, sur leur face interne, de nouveaux prolongements, qui s'élèvent à l'intérieur du cône végétatif, et constituent le système gemmulaire destiné à fournir les tubes laticifères de la tige et de ses annexes dans la plante adulte.

Tous les tubes laticifères sont bien différenciés dans l'embryon complètement développé, leur diamètre moyen est de 8 μ, mais les gros troncs dans la région nodale ou à la base des cotylédons peuvent atteindre jusqu'à 20 μ tandis

que les rameaux les plus grêles ont un diamètre inférieur à 4 μ. Leur paroi, parfois mince comme celle des cellules parenchymateuses voisines (*Croton*), est souvent épaissie et prend par les réactifs une coloration intense (certaines *Euphorbia*, *Hura crepitans*, etc.).

Leur disposition ainsi que leur nombre présente souvent une constance remarquable. Parmi les particularités les plus intéressantes qu'il convient de signaler, c'est la régularité si parfaite qui caractérise l'appareil laticifère de certaines espèces. Mais comme l'étude des autres groupes d'Euphorbiacées ne nous a fourni aucun élément nouveau pour cette question, nous nous bornerons à renvoyer le lecteur à ce que nous avons déjà dit à propos de certaines espèces du genre *Euphorbia.*

III. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE L'APPAREIL LATICIFÈRE DANS LES ASCLÉPIADÉES ET LES APOCYNÉES.

Chez les plantes de ce groupe, l'appareil laticifère est en général moins facile à étudier que chez les Euphorbiacées, parce que la différenciation des tubes qui le constituent est moins accusée. Ces tubes, en effet, ont un diamètre plus faible et leur paroi présente rarement cet épaississement considérable qui fait reconnaître si aisément sur les coupes transversales ceux de beaucoup d'Euphorbes. Leur puissance de ramification est en outre beaucoup moindre. Ces caractères, présentés par l'appareil dans la plante adulte, s'exagèrent dans l'embryon ainsi que nous allons le constater.

Pour étudier le développement dans ce groupe, nous suivrons la même méthode que pour les Euphorbiacées; nous allons le décrire successivement chez quelques espèces et nous résumerons ensuite cette description applicable au groupe entier. Comme nous ne rencontrons pas ici les variations nombreuses qui nous ont été présentées par les

différentes espèces du genre Euphorbe, l'étude de ce groupe sera beaucoup moins longue.

ASCLEPIAS.

Asclepias Cornuti. — Je choisis cette espèce pour type, car elle présente un appareil laticifère, qui par sa disposition et ses principaux caractères se rapproche le plus de celui que nous venons d'étudier chez les Euphorbiacées. Les matériaux qui m'ont servi dans cette étude proviennent, pour la plupart, d'une localité voisine de l'Isle-Adam, où cette plante, introduite au siècle dernier, se développe spontanément, couvrant là un champ d'assez grande étendue.

L'embryon, tel qu'il résulte des premiers cloisonnements de l'œuf, est une petite masse piriforme plus allongée que dans le cas des Euphorbes. Les cellules qui le constituent sont petites et leur nombre est déjà grand quand apparaissent les cellules initiales. La séparation entre l'écorce et le cylindre central n'est pas encore indiquée, l'ensemble des cellules forme une masse d'apparence homogène revêtue par l'épiderme.

Ici, comme chez les Euphorbes, c'est au moment où se montrent les deux saillies des cotylédons qu'apparaissent les initiales. Elles sont situées dans le plan nodal, et touchent la face interne de l'écorce qui est alors formée de trois assises de cellules à ce niveau. Elles sont d'un diamètre égal à celui des cellules du cylindre central qui les avoisinent, et conservent longtemps ce diamètre sans l'accroître, s'allongeant seulement dans le sens vertical. Grâce à cet allongement, elles peuvent être distinguées sur les coupes longitudinales, alors que sur les coupes transversales elles ne sauraient l'être avec certitude. C'est dans la direction du suspenseur que se fait d'abord leur allongement, et quand elles ont atteint la longueur de deux cellules environ, on peut reconnaître aisément la limite qui sépare le cylindre central et l'écorce, la ligne qui marque cette limite semble leur prolongement.

A un stade un peu plus avancé, ces initiales peuvent être distinguées sur une coupe passant par le plan nodal. Elles sont disposées en un cercle unique à la face interne de l'écorce qui est alors formée de cinq assises. Leur section arrondie permet de les reconnaître, car leur paroi ne présente dans son épaisseur et dans sa coloration aucun caractère spécial. Au nombre de seize, régulièrement espacées, elles sont séparées entre elles par plusieurs cellules péricycliques (fig. 1, Pl. VII).

L'embryon continuant à se développer, les initiales s'accroissent rapidement. C'est toujours dans les prolongements inférieurs que cette croissance se poursuit. Ceux-ci suivent la face interne de l'écorce, limitant exactement le cylindre central (fig. 2, T); leur diamètre décroît de leur partie supérieure à leur partie inférieure, celle-ci se termine par une extrémité plus ou moins pointue. A ce moment, l'embryon ne présente pas de différenciation encore bien marquée parmi ses cellules, les cotylédons forment déjà deux lobes bien développés, mais constitués par un tissu homogène. La croissance des initiales qui s'était faite vers le bas se fait à présent dans la direction opposée, par leur partie supérieure elles émettent des prolongements qui s'enfoncent entre les cellules voisines et parviennent à l'intérieur des cotylédons. Ceux-ci s'allongent beaucoup, ils atteignent bientôt une longueur égale à celle de l'axe, et les prolongements supérieurs croissent avec une rapidité telle que leur extrémité arrive tout près du sommet des cotylédons.

A ce stade (fig. 3), les initiales sont devenues des tubes très longs. Dans l'axe, ils limitent (T) le cylindre central où l'on voit très nettement la différenciation des faisceaux. Dans les cotylédons, on les voit sur la figure, suivre la face externe des faisceaux, mais dans la portion supérieure de la coupe, ils n'ont pas été rencontrés par suite de la torsion qui se manifeste dans leur direction; aussi sur la figure qui représente cette coupe, les tubes comme les faisceaux ne sont pas représentés dans leur portion supérieure, quoique

les uns et les autres se prolongent jusque dans la pointe des cotylédons. Ces tubes demeurent cylindriques dans la plus grande partie de leur longueur. Pendant que leur portion cylindrique offre une paroi légèrement épaissie et dont la coupe longitudinale est droite ou dessine une courbe de grand rayon, les extrémités terminées en pointe ont une paroi plus mince et dont la coupe longitudinale dessine une ligne à trajet très irrégulier formé d'une série de courbes de très petits rayons. Cet aspect se voit bien (fig. 3, T'), aux extrémités inférieures. Si la croissance des prolongements supérieurs a commencé tardivenent, elle s'effectue très vite, au contraire, les inférieurs marchent lentement et ils sont encore très éloignés du sommet radiculaire.

Dans les phases ultérieures du développement, ce sont les cotylédons qui acquièrent une grande longueur, devenant beaucoup plus longs que l'axe. Pendant que certains des prolongements supérieurs s'enfoncent directement dans le tissu cotylédonaire, d'autres envoient seulement un rameau dans cette direction, et se courbent vers le centre pour pénétrer sous le cône végétatif où ils suivent des parcours différents. Les uns traversent diamétralement le cylindre central au-dessous du méristème, et pénètrent dans le cotylédon situé du côté opposé à celui auquel ils appartiennent, pour aller s'épuiser en de nombreux rameaux au milieu de son parenchyme, les autres décrivent à la base du cône des sinuosités plus ou moins nombreuses, puis envoient des branches qui se dirigent vers la radicule en suivant la périphérie du cylindre central. Il résulte de cette dernière disposition que si l'on fait des coupes transversales dans l'axe au-dessous du plan nodal, on trouvera un nombre de tubes centraux, plus élevé que celui du début. Ces tubes forment un cercle unique à l'intérieur de l'écorce, ils paraissent séparés entre eux par plusieurs cellules du cylindre central, comme nous les avons décrits à l'origine, car si leur nombre a augmenté par suite de ramifications, celui des cellules qui séparaient les premiers a augmenté par suite de cloison-

nements répétés. Leur diamètre surpasse maintenant celui des cellules séparatrices, leur section est arrondie et leur paroi épaissie fortement colorée, aussi sont-ils très faciles à distinguer (fig. 4). Ces tubes arrivés dans la région du collet s'infléchissent vers l'extérieur, traversent obliquement jusqu'à trois ou quatre assises de l'écorce et continuent ensuite leur marche en direction verticale jusque dans le sommet de la radicule où ils se terminent par des extrémités grêles. Comme beaucoup se comportent de la même manière, la radicule ne possède qu'un petit nombre de tubes centraux, la plupart sont devenus corticaux.

On ne saurait donc distinguer complètement ici les deux systèmes cortical et central, d'autant plus que dans la portion hypocotylée de l'axe les tubes envoient çà et là des rameaux qui s'enfoncent entre les cellules de l'écorce. Mais leur puissance de ramification s'accuse surtout dans la région nodale. Nous venons de voir que les prolongements des renflements primitifs produisaient indirectement de nouveaux tubes centraux, ils donnent en outre des tubes corticaux qui descendent vers la radicule en suivant la région moyenne de l'écorce. Ces tubes corticaux à leur tour se ramifient, donnent des branches qui se dirigent transversalement dans l'écorce, puis après un faible parcours se coudent soit vers le bas, soit vers le haut, soit même en se bifurquant, dans les deux directions à la fois. Dans ce dernier cas, ils dessinent des figures ayant la forme d'un H, figures qui ont été décrites avec détails par plusieurs auteurs et surtout par M. David (1). Tous ces tubes forment dans l'écorce un système complexe qui vient s'ajouter dans la région radiculaire au système venu du cylindre central, pour y former un système laticifère unique.

Les cotylédons sont pourvus de prolongements nombreux : les uns venus directement des renflements primitifs se continuent en ligne droite avec les tubes centraux issus de la

(1) *Loc. cit.*

même initiale (fig. 3), les autres provenant de rameaux émis par les renflements primitifs situés du côté opposé au leur. Les uns et les autres se trouvent placés contre les faisceaux, les premiers vers leur face externe, les derniers vers leur face interne (fig. 3). Ils se ramifient pour accompagner les subdivisions des faisceaux, devenant très grêles dans leurs rameaux ultimes. Sur leur parcours entier ils donnent çà et là de petites branches qui quittent le faisceau sous un angle assez ouvert et vont se terminer sous l'épiderme de la face supérieure, après un court trajet à travers le parenchyme. Le tissu cotylédonaire est par conséquent, très peu sillonné par ces éléments et l'aspect offert par les coupes des cotylédons de l'*Asclepias Cornuti* ne rappelle guère celui que nous ont montré les coupes faites dans les cotylédons de certaines Euphorbes. On peut voir parfois quelques rameaux ramper un peu à la face interne de l'assise palissadique, mais d'ordinaire, ils arrivent à cette assise et la traversent presque aussitôt, pour aller ramper sous l'épiderme où ils se terminent après un faible parcours.

Le cône végétatif présente un grand nombre de tubes laticifères formant dans sa portion inférieure un lacis très riche. On peut faire, au-dessus du plan nodal, plusieurs coupes qui toutes montrent dans leur portion centrale un enchevêtrement de ces tubes, dont la plupart vont dans l'axe ou dans les cotylédons, ainsi que nous venons de le voir, un petit nombre se terminant à l'intérieur du cône, à trois ou quatre assises au-dessous de son sommet. Ce sont ces derniers qui, par une croissance ultérieure, fourniront le système laticifère de toutes les portions aériennes de la plante adulte.

VINCETOXICUM.

Vincetoxicum officinale. — L'embryon, dans ses premiers stades de développement, ressemble beaucoup à celui de l'*Asclepias Cornuti.* Il a d'abord l'aspect d'une petite masse piriforme (fig. 5, Pl. VII). C'est encore au-dessous des deux saillies cotylédonaires que se montrent les initiales disposées

suivant un cercle limité par la face interne de l'écorce. Elles sont séparées entre elles par plusieurs cellules appartenant aussi au cylindre central, et avec lesquelles on peut les confondre dans la coupe passant par le plan nodal, car leur diamètre est égal à celui de ces cellules, et la forme des unes et des autres ne présente aucune différence sensible.

Mais en coupe longitudinale, on peut les reconnaître avec certitude (*i*, fig. 6), car elles poussent sur leur face inférieure un prolongement (*p*) se dirigeant verticalement, en même temps que par la face supérieure elles émettent un prolongement qui s'allonge dans la direction opposée au précédent. Ce dernier, à l'inverse de ce que nous avons observé chez l'*Asclepias Cornuti* prend par rapport au premier une avance très notable. C'est qu'ici les cotylédons prennent de bonne heure au point de vue de la taille une prédominance qui va en s'accentuant de plus en plus. Aussi les prolongements supérieurs ou cotylédonaires qui les suivent dans leur développement offrent-ils bientôt une longueur surpassant plusieurs fois celle des inférieurs. Ces derniers constituent le système central. Ils enfoncent leur extrémité effilée entre les cellules de la périphérie du cylindre central en suivant un trajet sinueux, et par suite ils sont plus difficiles à obtenir dans leur longueur que ceux de l'*Asclepias Cornuti* qui ont un trajet sensiblement rectiligne. Leur croissance est lente, et bien que l'axe s'allonge peu lui-même, ils sont encore loin d'atteindre son sommet radiculaire.

Les renflements primitifs qui ne se distinguent point d'ailleurs des portions voisines qui en dérivent, produisent sur leur face externe de nouveaux prolongements qui vont constituer le système cortical. Ceux-ci se dirigent à travers l'écorce en suivant un trajet oblique vers le bas, ils pénètrent entre les cellules de ce tissu en décrivant des courbes plus irrégulières et plus accentuées que les tubes centraux. Ils donnent à leur tour naissance à d'autres rameaux qui sillonnent l'écorce externe dans tous les sens. C'est surtout dans la région moyenne de l'écorce que l'on rencontre ces elé-

ments, mais on peut en trouver çà et là qui arrivent au contact de l'épiderme. Quand l'embryon est complètement développé les principaux de ces tubes corticaux arrivent par leur extrémité dans le voisinage immédiat des cellules initiales de l'écorce, mais ces extrémités sont très grêles et la trace formée par leur paroi est particulièrement sinueuse.

Les cotylédons, très grands, possèdent un faisceau médian que les tubes principaux accompagnent, envoyant des rameaux à ses subdivisions. Ces tubes fournissent en outre une série de rameaux plus courts qui contournent diversement le faisceau ou ses dépendances et d'autres généralement plus longs qui s'enfoncent à travers le parenchyme. Les tubes principaux qui suivent les faisceaux ont comme eux un trajet à peu près droit; leur diamètre égale celui des cellules du parenchyme, aussi peut-on les suivre sur une grande longueur. Au contraire, les rameaux que l'on trouve au milieu du parenchyme ont un trajet tortueux, leur diamètre est faible, et ils sont localisés dans la région moyenne des tissus. On peut rarement les suivre sur une certaine longueur sous la couche palissadique, et plus rarement encore au contact de l'épiderme qui la recouvre. Ils se rencontrent moins rarement dans le voisinage de la face externe des cotylédons.

Si le corps de l'embryon demeure très court, de façon à être environ six fois moins long que les cotylédons, par contre, le cône végétatif est très allongé; il est engainé par les cotylédons qui présentent à leur base une excavation pour le recevoir. Tardivement, les renflements primitifs poussent sur leur face interne, des prolongements qui viennent à son intérieur former un plexus qui fournira lors de la germination les tubes de la tige et de ses dépendances.

Nous avons laissé les tubes centraux alors que leur extrémité était encore très éloignée du sommet de la radicule, nous devons signaler que, dans la région du collet, la plupart s'infléchissent vers l'extérieur, traversent trois ou quatre assises de l'écorce et suivent ensuite leur trajet vers le méristème terminal. Cette particularité est la même que celle que

nous avons observée daus l'embryon de l'*Asclepias Cornuti*. Il y a donc un système laticifère central très réduit dans la radicule du *Vincetoxicum officinale* analogue à celui de l'espèce précédente.

Vincetoxicum nigrum. — L'histoire du développement de l'appareil laticifère est semblable dans ses traits essentiels à celle que nous venons de décrire dans le *V. officinale*. Il y aurait à signaler seulement quelques détails concernant la ramification des tubes corticaux, qui est ici plus abondante. La plupart des tubes centraux quittent le cylindre central dans la région du collet, et passent dans la portion externe de l'écorce interne, où ils s'ajoutent aux tubes corticaux, comme nous l'avons indiqué dans l'espèce précédente et dans le genre *Asclepias*.

Vincetoxicum medium. — Chez l'embryon de cette espèce, les tubes centraux affectent aussi cette disposition qui semble être dès lors le fait essentiel dans ce groupe. Nous n'insisterons pas sur les détails qui peuvent distinguer spécifiquement cet embryon au point de vue de la répartition des laticifères.

DÆMIA.

Dæmia extensa. — C'est sur des échantillons envoyés du Caire par M. Deflers, que j'ai pu étudier l'appareil laticifère dans cette espèce. Les embryons étant complètement formés, je n'ai point suivi chez eux les diverses phases de son développement, mais de son étude à cet état je puis conclure que ce développement est semblable à celui que nous avons décrit chez les autres Asclépiadées. Les initiales, rangées en cercle à l'intérieur de l'écorce, se continuent en bas par les tubes centraux qui suivent la périphérie du cylindre central dans toute la portion hypocotylée de l'axe, mais s'en éloignent pour pénétrer dans l'écorce, dans la région du collet. A ce niveau, le cylindre central se rétrécit beaucoup pour passer dans la racine, en sorte que les tubes suivent un trajet presque droit pour pénétrer dans l'écorce. Ils demeurent ensuite

dans la région externe de l'écorce interne jusqu'à leur extrémité qui atteint le sommet radiculaire. Dans leur portion hypocotylée, ces tubes émettent des rameaux qui s'avancent entre les cellules de l'écorce et se ramifient diversement. Certaines branches courtes se dirigent vers les assises externes et s'y terminent par des extrémités grêles, les autres descendent vers la radicule, en donnant à leur tour de nouveaux rameaux qui se distribuent aux assises externes de l'écorce. Par suite de ce mode de formation, les plus gros des tubes se trouvent dans la portion interne de l'écorce, tandis que les plus petits au contraire, se trouvent dans sa portion externe. Ces rameaux ne sont pas très nombreux d'ailleurs. En examinant une coupe transversale de l'axe au-dessous du plan nodal, on verra que si les tubes corticaux sont disséminés ainsi irrégulièrement dans l'écorce, les tubes centraux par contre, affectent une disposition des plus régulières (fig. 7, Pl. 7). A la périphérie du cylindre central, le tissu formateur des faisceaux constitue une large bande circulaire dans laquelle les éléments ont une section inférieure à celle des cellules que présente la moelle ou l'écorce. Cette bande présente vers l'extérieur vingt-quatre saillies arrondies correspondant à autant de petits faisceaux libériens, non encore bien différenciés. Dans chacun des enfoncements séparant ces saillies se trouve un tube central, parfois même, on en trouve deux accolés l'un à l'autre, par suite de la ramification du tube primitivement unique.

Mais ces tubes centraux se comportant comme dans les autres Asclépiadées, ainsi que nous venons de le dire, si l'on fait une coupe transversale passant par la radicule, on a un aspect tout différent. Le cylindre central très réduit ne possède que quelques tubes laticifères. Les tubes corticaux les plus internes qui sont en même temps les plus gros sont les prolongements directs des tubes centraux de la portion hypocotylée de l'axe, trois assises au moins les séparent de l'endoderme, les autres plus petits sont surtout répandus dans la portion interne de l'écorce externe.

Les initiales se continuent par leur partie supérieure avec les prolongements cotylédonaires. Ceux-ci accompagnent les faisceaux dans tout leur parcours, et se ramifient pour suivre leurs subdivisions ; mais à part ces rameaux fasciculaires, ils donnent très peu de branches; aussi le parenchyme très dense des cotylédons paraît-il presque dépourvu de ces éléments.

Par leur face interne, les renflements primitifs ont produit une autre catégorie de rameaux, qui se dirigent vers le centre comme autant de rayons, et divergent ensuite vers l'intérieur du cône végétatif très surbaissé, formant à sa base un lacis régulier. Ces rameaux sont destinés à prendre, lors de la germination, un développement considérable.

APOCYNUM.

Apocynum venetum. — L'appareil laticifère, lors de son apparition dans cette espèce, est très semblable à celui des Asclépiadées au stade correspondant Les cellules initiales appartiennent à l'assise externe du cylindre central, et sont séparées les unes des autres par deux ou trois cellules de cette assise. Elles se développent exclusivement dans la direction verticale, aussi leur observation dans le plan nodal ne révèle-t-elle aucun caractère propre à les signaler. En les étudiant à l'aide de coupes longitudinales, on les voit s'allonger vers la radicule en restant appliquées contre la face interne de l'écorce, en même temps que par leur partie supérieure elles s'enfoncent à l'intérieur du tissu des cotylédons.

Par les progrès du développement, les prolongements inférieurs parcourent la longueur de l'axe tout entier, en restant constamment accolés à la face interne de l'écorce. Ils ne présentent pas d'inflexion vers l'extérieur, comme ceux des Asclépiadées. Dans leur portion moyenne, ils sont cylindriques, et leur diamètre surpasse légèrement celui des cellules voisines du cylindre central; ils offrent l'aspect de tubes réguliers ne présentant aucun renflement. Vers leur extré-

mité inférieure, les tubes centraux s'amincissent beaucoup, et leur trajet décrit une série de petites sinuosités.

Ils n'offrent, dans le plan nodal, aucun prolongement, et se continuent directement en haut en s'infléchissant un peu vers l'extérieur, repoussés par les faisceaux cotylédonaires qu'ils entourent sur leur face externe. A la base des cotylédons, les prolongements supérieurs fournissent quelques rameaux, qui marchent à travers le parenchyme en s'élevant, ou bien descendent un peu vers l'écorce. Mais on ne rencontre point de tubes représentant le système cortical, l'axe de l'*Apocynum venetum* ne possède que des tubes centraux. A une simple inspection des coupes longitudinales, on pourrait croire à la présence de tubes corticaux droits et étroits, situés dans la portion interne de l'écorce; mais il n'y a là qu'une apparence due aux méats de l'écorce interne. Ceux-ci, disposés très régulièrement aux angles des cellules forment, par leur réunion, des files longitudinales simulant des tubes étroits. Nous retrouvons cette apparence, chez d'autres espèces de ce groupe, notamment chez la Pervenche (*Vinca*).

Les prolongements supérieurs ou cotylédonaires parcourent les cotylédons dans toute leur longueur, accolés aux faisceaux, surtout vers leur face externe; ils se ramifient, accompagnant leurs subdivisions, mais ils donnent très peu de rameaux au parenchyme. Aussi ne les voit-on pas courir sous l'assise palissadique, et moins encore sous l'épiderme de l'une ou l'autre face. Çà et là, sur les coupes, on rencontre quelques sections appartenant à des tubes laticifères, mais elles sont toujours localisées dans la région moyenne du parenchyme.

STROPHANTHUS.

Strophanthus hispidus. — L'aspect de la région nodale, dans sa partie centrale, rappelle celui que l'on rencontre chez les Euphorbiacées. Les tubes laticifères y forment, en effet, un plexus très serré qui s'étend sur une assez grande hau-

teur. Les tubes centraux, très nombreux, sont disposés régulièrement en un cercle, à la périphérie du cylindre central; ils sont assez rapprochés les uns des autres. Le système cortical est représenté par quelques rameaux, qui se voient surtout dans la région nodale. Ces rameaux sont sinueux, et leur trajet est assez court.

Il y a, en outre, des tubes médullaires : les uns proviennent directement du plexus nodal, les autres naissent sur la face interne des tubes centraux.

Dans les cotylédons, les tubes laticifères sont nombreux, mais ils suivent presque toujours la région moyenne de leur épaisseur, et leur ramification n'est pas très abondante.

Tous ces tubes ont un diamètre sensiblement égal. Sauf dans leurs rameaux terminaux, leur paroi est un peu épaissie. A la base du cône végétatif, les rameaux issus de la face interne des initiales forment un lacis très compliqué.

RÉSUMÉ (*Apocynées et Asclépiadées*).

Dans ce groupe de plantes, l'appareil laticifère présente, ainsi que nous l'avons fait remarquer au début de ce chapitre, une disposition originelle assez uniforme. Les initiales apparaissent toujours dans le même plan (plan nodal), et se forment aux dépens de l'assise externe du cylindre central. Elles sont réparties isolément dans cette assise, et assez régulièrement espacées, séparées les unes des autres par une ou plusieurs cellules parenchymateuses appartenant à la même assise.

Ces initiales produisent des prolongements supérieurs ou cotylédonaires et des prolongements inférieurs. Parmi ces derniers, on peut distinguer des tubes centraux et des tubes corticaux (*Asclepias Cornuti*), mais la séparation entre ces deux catégories de tubes est loin d'être aussi complète que dans certaines Euphorbes.

Les prolongements supérieurs parcourent les cotylédons dans toute leur longueur, se ramifiant à leur intérieur; mais leurs rameaux suivent surtout la région moyenne du tissu

cotylédonaire, ils sont peu nombreux au voisinage de l'épiderme, de telle sorte que les coupes faites dans les cotylédons de ces plantes ne rappellent jamais l'aspect qui nous a été offert par les Euphorbes, où le tissu cotylédonaire se montre criblé dans toutes ses parties.

Les prolongements inférieurs suivent la périphérie du cylindre central. Ils sont peu nombreux dans l'écorce (*Asclepias Cornuti*), et manquent complètement dans cette région (*Apocynum venetum*). Le seul système que l'on trouve constamment dans les plantes que nous avons indiquées dans ce chapitre, c'est le système central.

Les tubes centraux suivent, en descendant vers la radicule, la périphérie du cylindre central, et quelques-uns d'entre eux arrivent jusqu'à son sommet, suivant désormais celui-ci dans sa croissance. Mais la plupart des tubes centraux ayant atteint, par leur extrémité inférieure, la région du collet, continuent leur chemin en s'infléchissant un peu vers l'extérieur, au lieu de s'infléchir vers le centre, pour suivre le cylindre central lors de son passage de la tigelle dans la radicule, où il s'amincit beaucoup. Il en résulte que ces tubes traversent ainsi plusieurs assises corticales, et séparés désormais du cylindre central par ces assises, ils poursuivent leur trajet jusque dans le sommet radiculaire. Par suite de cette disposition, l'embryon possède dans sa radicule plus de tubes corticaux qu'il n'en a dans sa tigelle (*Asclepias*, *Vincetoxicum*, *Dæmia*). Cette inflexion n'intéresse jamais d'ailleurs, tous les tubes; un petit nombre de ces derniers demeurent centraux, ce qui est important pour le développement des laticifères à l'intérieur des radicelles, comme nous le verrons plus tard. Nous avons trouvé ce passage des tubes centraux à travers l'écorce, chez toutes les Asclépiadées que nous avons pu observer; il y a là un fait qui paraît caractériser cette famille, car nous ne l'avons pas constaté chez les Apocynées.

Les tubes dont se compose l'appareil laticifère, dans l'embryon complètement développé des Asclépiadées et Apo-

cynées, ont un diamètre qui varie à peu près dans les mêmes limites que celles que nous avons indiquées à propos des Euphorbiacées. Toutefois, on n'y rencontre guère les dilatations si fréquentes dans la région nodale (*Euphorbia*, *Hura*, etc.), et les renflements primitifs ne demeurent jamais distincts comme tels. La paroi de ces tubes est généralement mince, et comme leur trajet est souvent irrégulier, on a souvent quelque peine à les apercevoir.

De même que nous n'avons rencontré un appareil laticifère que dans certaines tribus d'Euphorbiacées, nous ne l'avons pas constaté dans toutes les tribus que renferment les deux familles (Asclépiadées et Apocynées) étudiées ici. C'est ainsi que, parmi les Apocynées, nous n'avons pu en découvrir aucune trace, dans les diverses espèces du genre *Vinca*, dans l'*Amsonia latifolia* et dans le *Tabernæmontana Wallichiana*.

Ces deux familles sont particulièrement intéressantes en ce sens que l'on peut y rencontrer les divers états de réduction que présente l'appareil laticifère embryonnaire.

IV. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE L'APPAREIL LATICIFÈRE DANS LES URTICACÉES.

Le développement de l'appareil laticifère des Urticacées a été étudié par M. Schmalhausen. Cet auteur a observé ce développement dans plusieurs espèces de ce groupe, notamment dans le *Broussonetia papyrifera* et le *Ficus stipularis*.

Il estime que cet appareil doit se comporter, dans ces plantes, de la même façon que dans les Euphorbiacées ; mais, dans son travail (1), il ne précise aucun détail, et ses résultats ne nous ont apporté, en définitive, aucun renseignement sur la question.

Après les descriptions que nous venons de faire à propos des groupes précédents, nous ne croyons pas devoir insister beaucoup sur le mode de développement de l'appareil lati-

(1) *Loc. cit.*

fère dans les Urticacées. Nous choisirons quelques types, qui vont nous montrer les particularités les plus intéressantes qu'il y a à signaler. Les laticifères de ces plantes se rapprochent plus, par leur aspect, de ceux des Asclépiadées que de ceux des Euphorbiacées; leur diamètre est petit, leur paroi généralement mince; aussi faut-il souvent quelque attention pour constater leur présence dans les coupes que l'on observe.

BROUSSONETIA.

Broussonetia papyrifera. — Les cellules initiales se différencient tardivement dans l'embryon de cette espèce, car il a atteint déjà un diamètre notable (fig. 3, pl. VIII), avant qu'on puisse constater leur présence. L'écorce a acquis cinq assises, quand elles apparaissent à sa face interne, situées, comme toujours, dans le plan nodal. Leur localisation dans ce plan diffère de celle que nous avons trouvée jusqu'ici. Elles sont encore placées symétriquement par rapport au plan cotylédonaire; mais celles d'un côté sont si rapprochées de celles de l'autre côté, qu'elles occupent les portions de cercle correspondant aux échancrures cotylédonaires (*e*), présentant ainsi une disposition inverse de celle que nous avons trouvée chez la plupart des Euphorbes, où le cercle formé par les initiales était précisément interrompu en face de ces échancrures. Leur premier développement se fait dans la direction verticale; sur leur face supérieure, elles émettent un prolongement qui s'avance à l'intérieur des cotylédons encore très petits, et formés par un tissu homogène; et sur leur face inférieure un autre qui se dirige vers la radicule, en restant appliqué contre la face interne de l'écorce. Ces initiales sont au nombre de dix, situées par cinq en face de chaque échancrure (*i*, fig. 2, pl. VIII).

En se développant davantage, l'embryon se courbe dans le plan perpendiculaire au plan cotylédonaire, et l'extrémité de ses cotylédons arrive presque au contact de la radicule, après avoir décrit une ellipse. A ce moment, la trace du plan

nodal coïncide avec le grand diamètre de l'ellipse formée par le contour de l'embryon; on ne peut donc plus employer l'expression de plan horizontal pour indiquer un plan transversal, car les coupes transversales, pour être exactement perpendiculaires à l'axe en chaque point, doivent être menées par des plans inclinés successivement les uns par rapport aux autres. Cette condition rend particulièrement difficile l'orientation exacte d'une région déterminée.

Les prolongements inférieurs ou tubes centraux continuent à croître jusque dans la radicule; leur diamètre, uniforme dans leur portion supérieure, est sensiblement égal à celui des cellules du cylindre central qui les entourent; leur paroi est mince; aussi, sur les coupes transversales, peut-on aisément les confondre avec ces dernières.

Les renflements primitifs envoient, dans l'écorce, des prolongements qui traversent la moitié de son épaisseur en décrivant, dans la région nodale, diverses courbes, puis s'infléchissent brusquement soit vers la radicule, soit, au contraire, vers les cotylédons. Les premiers constituent le système cortical; ils sont peu nombreux, leur diamètre est beaucoup plus petit que celui des cellules de l'écorce, leur paroi est également mince; comme, en outre, leur trajet est sinueux, on a quelque peine à les suivre dans toute leur longueur. Ces tubes corticaux ne paraissent, d'ailleurs, jamais pénétrer dans la radicule. Ils se terminent dans l'écorce de la région hypocotylée par des extrémités peu amincies. En faisant une coupe transversale au-dessous du plan nodal, on a l'aspect représenté par la figure 3.

Les prolongements supérieurs issus directement des renflements primitifs, ainsi que les rameaux émis par les prolongements nodaux, parcourent les cotylédons; certains d'entre eux suivent les faisceaux et leurs subdivisions, les autres se distribuent dans le parenchyme. Tous se ramifient, mais leurs rameaux, peu nombreux, restent dans la région moyenne du tissu, et quelques-uns seulement viennent ramper sous l'assise palissadique et même sous l'épiderme.

Le diamètre des tubes cotylédonaires est faible, et leur paroi demeure très mince.

Sur leur face interne, les renflements primitifs donnent plus tard des prolongements courts qui forment, à la base du cône végétatif, un plexus peu compliqué d'où proviendront, lors de la germination, toutes les parties aériennes de l'appareil.

MORUS.

Morus nigra. — L'embryon des Mûriers ressemble beaucoup, par sa forme, à celui du *Broussonetia*. Son appareil laticifère se comporte d'une manière peu différente dans les diverses phases de son développement. C'est tardivement aussi qu'apparaissent les cellules initiales. Elles sont au nombre de huit, placées quatre par quatre à la face interne de l'écorce, vis-à-vis des échancrures cotylédonaires. Elles sont accolées deux par deux, formant deux paires séparées entre elles par une ou deux cellules du cylindre central. Pendant les premières phases, ces initiales sont peu distinctes dans le plan nodal, parce que leur paroi est mince, et leur diamètre semblable à celui des autres cellules du cylindre central.

Elles s'allongent par leur face supérieure pour produire les prolongements cotylédonaires, et par leur face inférieure pour donner les tubes centraux. Ceux-ci suivent la face interne de l'écorce, et s'allongent peu à peu jusque dans le sommet radiculaire. Leur trajet est assez régulier pour qu'on puisse les obtenir sur des coupes longitudinales dans toute leur longueur, leur diamètre ne dépasse guère celui des cellules qui les avoisinent sur leur face interne, et leur paroi ne s'épaissit pas.

Les renflements primitifs sur leur face externe donnent naissance à des prolongements qui se ramifient et s'entre-croisent diversement dans le plan nodal. Ces prolongements nodaux et leurs rameaux n'atteignent pas tous la même assise corticale; quelques-uns arrivent jusqu'à l'assise sous-épidermique; les autres, plus nombreux, quittent le plan nodal

avant d'avoir atteint cette assise, et se dirigent verticalement vers la radicule. Il résulte de cette disposition que les tubes corticaux qui en dérivent ne sont pas disposés régulièrement à la périphérie de l'écorce, mais semblent plutôt disséminés dans sa région moyenne, manquant d'ailleurs complètement sous l'épiderme. Ces tubes, dont le diamètre est inférieur à celui des cellules corticales, sont assez courts, parce que, comme nous l'avons déjà constaté dans l'embryon du *Broussonetia papyrifera,* ils se terminent dans l'écorce sans pénétrer dans la radicule.

Les prolongements supérieurs issus des renflements primitifs parcourent les cotylédons dans toute leur longueur : les uns se trouvent au contact des faisceaux, les autres au milieu du parenchyme. Ces tubes cotylédonaires se ramifient peu, en sorte que le tissu se montre presque dépourvu de rameaux laticifères.

Morus alba. — Le développement de l'appareil laticifère dans le *Morus alba* ressemble absolument à celui que nous venons de décrire chez le *Morus nigra* dans les premières phases. Plus tard, il s'en distingue par le nombre des rameaux émis dans le plan nodal, par les prolongements nodaux. Il en résulte que les tubes corticaux qu'ils fournissent sont plus nombreux que dans l'espèce précédente, ainsi qu'en témoigne la figure 4, pl. VIII). Ces tubes se terminent d'ailleurs, comme ceux du *M. nigra*, avant d'atteindre la région radiculaire.

Cette puissance plus grande de ramification se retrouve dans le système cotylédonaire ; aussi le tissu des cotylédons du *M. alba* est-il un peu plus abondamment parcouru par les rameaux laticifères que celui des cotylédons de l'espèce précédente.

TRECULIA.

Treculia africana. — Les échantillons que j'ai pu observer proviennent des collections du Muséum, où ils ont été conservés dans l'alcool, mais je n'ai rencontré que des embryons

complètement développés. Ceux-ci sont gros, et l'axe ne forme qu'une faible portion de leur volume, car il est très court et grêle; mais les cotylédons sont très épais, et pliés ensemble au milieu de leur longueur, de façon à constituer, par leur accolement intime, une masse ovoïde compacte.

Les renflements primitifs se trouvent dans le plan nodal, à la périphérie du cylindre central; ils envoient des prolongements supérieurs gros et nombreux, à l'intérieur des cotylédons et des prolongements inférieurs qui suivent la face interne de l'écorce, puis des prolongements nodaux qui, après avoir décrit des courbes diverses dans le plan vertical, se dirigent vers la radicule. Ces prolongements nodaux ne peuvent être observés complètement dans les coupes passant par le plan nodal, par suite de leurs courbures, tandis que, dans le cas où celles-ci s'accomplissaient dans ce dernier plan (*Euphorbia exigua*, etc.), elles étaient complètement visibles. Ces courbes sont d'ailleurs de faible longueur; elles s'étendent de la périphérie du cylindre central à la région externe de l'écorce, franchissant environ la largeur de six cellules de cette région, ou bien franchissant la zone libéro-ligneuse, encore à l'état de méristème, pour pénétrer dans la moelle.

La moelle est bien circonscrite sur tout son pourtour, par une zone épaisse formée d'éléments de section très petite. C'est à la périphérie de cette zone que se trouvent les tubes centraux disposés en un cercle unique et assez espacés entre eux.

Les tubes corticaux issus des prolongements nodaux se tiennent dans la région externe de l'écorce; ils envoient des rameaux dont le diamètre est inférieur au leur et qui se dirigent vers l'épiderme, mais se courbent vers la radicule avant de l'avoir atteint. Les prolongements nodaux internes se continuent en direction verticale, donnant des tubes médullaires qui suivent à la périphérie de la moelle une marche parallèle aux tubes centraux; ils sont généralement séparés de la zone libéro-ligneuse par plusieurs cellules de parenchyme.

Tous ces tubes ont un caractère très saillant : c'est l'épaisseur de leur paroi. Sur les coupes transversales, ils se déta-

chent très vivement par la coloration énergique qu'elle présente. Leur section est inférieure à celle des cellules de la moelle et de l'écorce, mais elle est supérieure à celle des éléments de la zone externe du cylindre central. Leur parcours est sinueux, ce qui rend difficile leur observation complète dans les coupes longitudinales, leur extrémité atteint le sommet de la radicule.

Les prolongements supérieurs s'enfoncent dans les cotylédons et les parcourent dans toute leur longueur, donnant de fortes branches qui accompagnent les subdivisions des faisceaux. Leur puissance de ramification est extrême, leurs rameaux parcourent le tissu cotylédonaire dans tous les sens; comme nous l'avons vu, ce tissu est très épais, mais il n'est pas une de ses parties qui n'en soit abondamment pourvue.

Du côté interne, les renflements primitifs envoient des branches courtes et grêles qui s'entre-croisent à la base du cône végétatif et s'élèvent à son intérieur, sans que leur extrémité dépasse toutefois la cinquième assise sous-épidermique. Ces rameaux constituent le système laticifère gemmulaire de l'embryon.

RÉSUMÉ. (*Urticacées.*)

Si nous essayons de résumer la disposition de l'appareil laticifère dans les Urticacées, nous pourrons présenter en quelques phrases ses caractères les plus saillants.

L'apparition des initiales se fait encore dans le plan nodal, comme dans les groupes déjà étudiés, le nombre de ces initiales est de dix (*Broussonetia papyrifera*), huit (*Morus nigra*, *alba*, etc.), placées dans l'assise externe du cylindre central. Mais au lieu d'être situées de part et d'autre des échancrures cotylédonaires, ces initiales se trouvent en face de ces échancrures groupées cinq par cinq.

La modification la plus importante qui survient ensuite est due à la courbure que subit l'embryon tout entier. Cette courbure entraîne forcément une courbure identique de l'appareil laticifère dans son ensemble en même temps qu'elle

provoque des changements successifs dans l'orientation du plan nodal. Lors de l'apparition des initiales, ce plan coïncide avec le plan horizontal, mais par suite des progrès du développement il s'incline peu à peu jusqu'à devenir à peu près vertical, quand l'embryon a atteint son développement complet.

Les initiales produisent divers prolongements qui s'enfoncent les uns à l'intérieur des cotylédons, les autres vers la radicule suivant soit la périphérie du cylindre central (tubes centraux), soit certaines assises de l'écorce (tubes corticaux).

Ces divers tubes se ramifient peu et leur paroi demeure mince (*Morus*, *Broussonetia*), ils peuvent au contraire se ramifier beaucoup et épaissir considérablement leur paroi (*Treculia africana*). Dans le premier cas, les cotylédons offrent sur les coupes un aspect qui rappelle celui des cotylédons de l'*Asclepias*, dans le second cas ils rappellent par la richesse des rameaux laticifères, ceux que nous avons trouvé dans les Euphorbes.

Ces tubes laticifères n'existent pas dans toutes les espèces de la famille des Urticacées. Nous les avons constatés dans l'embryon de diverses espèces appartenant à la tribu des Morées et à celle des Artocarpées, mais nous n'en avons trouvé aucune trace dans celui des Urticées où on les signale d'ordinaire dans la plante adulte (*Urtica dioica*), et dans les Cannabinées (*Cannabis sativa*) où ils sont indiqués par M. Engler (1).

V. — DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DE L'APPAREIL LATICIFÈRE

Lors de la germination, la radicule s'allonge, sort au dehors de la graine, et s'enfonce dans le milieu humide qui supporte celle-ci. Pendant cette première période, l'appareil laticifère subit dans sa partie radiculaire un allongement

(1) A. Engler et Prantl, *Die natürlich. Pflanzenfam.*

correspondant à celui de la radicule, il en résulte que l'extrémité inférieure des tubes centraux et corticaux se trouve toujours au voisinage du sommet de la jeune racine.

Si l'on fait une coupe transversale dans la région moyenne d'une racine ayant environ un centimètre de longueur et qu'on l'observe au microscope, on constate que la structure présente un aspect sensiblement différent de celui que nous avons déjà indiqué pour la radicule. Choisissons pour exemple l'*Euphorbia Peplus*. A l'extérieur, les assises externes de l'épiderme constituant la coiffe sont exfoliées, tandis que les cellules de l'assise interne se développent pour donner naissance aux poils radicaux. Au-dessus de l'assise sous-épidermique ou subéreuse se trouvent les tubes laticifères corticaux, leur section presque triangulaire est inférieure à celle des cellules qui les entourent. Ces tubes peuvent être aisément confondus avec les méats que les cellules corticales arrondies laissent entre elles. Dans le cylindre central, on aperçoit bien distinctement des vaisseaux annelés et spiralés disposés en deux faisceaux alternes avec ceux du liber, eux-mêmes bien différenciés. Mais les tubes centraux, placés à l'intérieur du péricycle, sont difficiles à distinguer des cellules qui les entourent.

Si au contraire, on fait une coupe transversale très près du sommet de cette jeune racine, on constate que la structure est tout à fait comparable à celle donnée par la radicule encore enfermée dans la graine. Cette observation suffit en outre pour nous montrer que les tubes laticifères accompagnent par leur extrémité inférieure le sommet de la racine dans sa croissance.

Bientôt, cette racine produit sur ses flancs en partant de sa base, d'abord une, puis successivement un certain nombre de radicelles insérées à des niveaux différents. La différenciation de ses tissus s'accuse de plus en plus, les deux faisceaux ligneux arrivent à se toucher au centre dans sa région supérieure, les cellules du parenchyme cortical épaississent leur paroi et s'arrondissent encore davantage,

rendant l'écorce presque lacuneuse. Par suite de ces modifications, les laticifères paraissent disposés avec moins de régularité et sont moins faciles à reconnaître, mais à ce stade comme aux stades précédents, si l'on étudie sa région terminale, on trouve qu'elle conserve toujours un aspect comparable à celui de la radicule.

Connaissant l'appareil laticifère dans la racine principale, voyons comment il se comporte lors de la formation des radicelles. L'étude des radicelles présente à ce sujet des particularités intéressantes. M. Schmalhausen n'ayant pu trouver des laticifères dans ces parties de la plante, estime (1) qu'ils n'y existent pas et explique ce fait, par la raison que les laticifères ne peuvent se ramifier au delà d'un certain âge. Ce qui revient à dire qu'ils ne se ramifient que dans le voisinage de leurs extrémités. Or, comme les radicelles se forment souvent assez loin de ces extrémités, on comprend, dit-il, pourquoi elles sont dépourvues de tout rameau laticifère.

Au contraire M. Schullerus (2), constatant que le latex s'écoule de la section faite à travers une radicelle, affirme la présence des laticifères dans cet organe. Il réfute très longuement l'assertion du précédent auteur, et énumère les conséquences extraordinaires qui résulteraient de l'absence de laticifères dans les radicelles. Mais, dans la longue discussion soulevée par M. Schullerus, on chercherait vainement une indication quelque peu précise concernant les laticifères radicellaires. Sont-ils nombreux ou non? Dans quelle région de la radicelle se trouvent-ils situés?

On peut donc parfaitement hésiter entre M. Schmalhausen qui nie l'existence des laticifères dans les radicelles parce qu'il n'a pu les découvrir, et M. Schullerus qui affirme leur présence sans donner le moindre indice pouvant aider à les constater directement. Il se contente d'ajouter qu'on ne doit pas s'attendre, ainsi que M. Schmalhausen paraît l'avoir trop fait, à voir ces laticifères aussi facilement que

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

dans le cas où ils sont remplis de bâtonnets d'amidon si caractéristiques.

D'après M. Schullerus, les tubes de la racine se dilatent en un ou plusieurs points voisins, et envoient des rameaux à l'intérieur du tissu mou de la jeune radicelle. Ces rameaux sont plus petits que les tubes qui leur donnent naissance, mais ils grossissent plus tard. Voilà tout ce qu'il en dit.

Pour voir le plus facilement possible, les laticifères des radicelles, il faut, très près du sommet de ces dernières, faire des coupes transversales. Examinons une telle coupe faite sur l'*Euphorbia Lathyris* qui est l'espèce étudiée par M. Schullerus. Nous voyons (fig. 5, pl. VIII), que les tubes laticifères sont au nombre de trois, situés en dedans de l'assise péricyclique. Ces trois tubes (T) également espacés, correspondent exactement au milieu de la face dorsale des faisceaux libériens, encore à peine différenciés à ce niveau. Si l'on compare cette figure, à celle (fig. 6) que donne une coupe passant par le sommet de la racine primaire de la même plante, on voit qu'elle présente avec cette dernière des différences saillantes. Dans cette dernière en effet, le nombre des tubes centraux (T) est généralement supérieur à huit (il est de dix dans l'exemple figuré), de plus, les tubes corticaux (T) sont assez nombreux et disposés en un cercle régulier, à l'intérieur de la seconde assise sous-épidermique. Or, nous venons de voir que le nombre des tubes centraux de la radicelle était seulement de trois. Quant aux tubes corticaux, il n'en paraît aucune trace.

Si, au lieu de considérer la radicelle dans l'*Euphorbia lathyris*, nous nous adressons à l'*Euphorbia Peplus*, nous trouverons en faisant une coupe transversale très près du sommet d'une radicelle, que les laticifères y sont au nombre de deux (fig. 7). Ils sont situés, comme dans l'exemple précédent, à l'intérieur de l'assise péricyclique, au milieu de la face externe des faisceaux libériens. Leur nombre correspond au nombre de ces faisceaux, qui est de deux dans cette espèce, alors qu'il s'élève à trois dans l'*E. Lathyris*. D'ailleurs, on ne constate pas davantage la présence de tubes corticaux. La

structure de la racine terminale de cette plante est, comme nous l'avons vu, très différente de celle de ses radicelles sous le rapport des laticifères. Il suffit du reste pour s'en convaincre de comparer entre elles les deux figures (8 et 7) qui représentent, la première, la coupe d'une racine primaire, la seconde la coupe d'une radicelle.

Enfin, nous trouverons des différences de même nature dans les autres familles possédant des laticifères inarticulés. Nous ne citerons que l'exemple emprunté au *Vincetoxicum officinale*.

Dans cette plante, la racine terminale possède, outre des tubes corticaux qui n'arrivent qu'à quelque distance du sommet, des tubes centraux placés à l'intérieur du péricycle. Ces tubes, comme on le voit (fig. 9, T), sont au nombre de quatre, placés à la face externe des faisceaux libériens, deux pour chacun de ces faisceaux, de part et d'autre de sa région médiane. Ses radicelles ne possèdent que deux tubes centraux qui (fig. 10) correspondent au milieu de la face externe des faisceaux libériens et touchent l'assise péricyclique. Mais elles ne montrent aucune trace de tubes corticaux.

Ainsi, la répartition des laticifères est sensiblement différente dans la racine primaire et dans les radicelles. Ces dernières ne paraissent pas posséder de tubes corticaux, le nombre de leurs tubes centraux est d'ailleurs peu élevé et en rapport avec celui des faisceaux.

Ces tubes radicellaires ne sont que des ramifications des tubes centraux de la racine primaire. Les tubes corticaux de cette dernière ne prennent aucune part à la formation de l'appareil laticifère des radicelles.

Revenons maintenant aux premiers stades de la germination, pour examiner les modifications que subit l'appareil laticifère dans sa portion supérieure. A mesure que la radicule grandit, la portion hypocotylée de la tige s'allonge et acquiert une longueur qui surpasse un grand nombre de fois sa longueur primitive. Pendant cet allongement, l'appareil laticifère se modifie peu dans la région inférieure de la

tige hypocotylée; les tubes subissent simplement une élongation correspondante, et leur aspect sur les coupes transversales ne change guère. Il en est tout autrement dans la région supérieure de cette tige hypocotylée. Prenons la même plante (*Euphorbia Peplus*) pour suivre les modifications qui surviennent dans cette région. Nous nous rappelons que l'embryon de l'*E. Peplus* présente dans le plan nodal, un plexus compliqué formé par les branches issues des renflements primitifs. Ces branches ou prolongements nodaux, comme nous les désignons, sont appliqués ainsi les uns contre les autres, de façon à pouvoir se loger dans une coupe transversale d'épaisseur moyenne, et donnent à cette dernière un aspect unique (V, fig. 10, pl. III). Eh bien, si l'on étudie la région nodale au moment où les cotylédons se dépouillant du tégument de la graine, s'étalent sous la forme de deux petites feuilles verdissantes, on ne retrouve plus cet aspect caractéristique que nous venons de rappeler.

On reconnaît encore les renflements primitifs, mais les prolongements nodaux au lieu de se diriger horizontalement, partent de ces renflements sous un angle très oblique en descendant vers la radicule. Le plexus situé primitivement dans le plan nodal a subi un étirement considérable et occupe maintenant une grande hauteur. Cet étirement dans le sens longitudinal est bien manifeste, surtout pour les prolongements nodaux ou leurs rameaux qui se rendent sous l'épiderme.

On voit en P (fig. 11, pl. VIII) un de ces rameaux qui, dans l'embryon gagnait l'épiderme en restant dans le même plan horizontal. A présent, ce rameau n'atteint l'épiderme qu'à un niveau très inférieur à celui du renflement primitif d'où il provient.

Cette modification entraîne des différences notables en ce qui concerne la disposition des laticifères dans cette région, et c'est en vain qu'on chercherait dès lors, à retrouver le plexus annulaire qui caractérisait le plan nodal embryonnaire.

Pendant que la portion hypocotylée de la tige s'allonge ainsi que nous venons de le dire, la portion épicotylée s'accroît de son côté. Le cône végétatif d'abord peu saillant s'élève progressivement, et sur ses flancs se développent de petites saillies qui sont le début des premières feuilles. Quand les cotylédons sont bien étalés et complètement verts, les deux premières feuilles ont atteint une longueur déjà notable, et sont séparées des cotylédons par un entre-nœud qui a de 2 à 3 millimètres de long. Cet entre-nœud est surmonté lui-même du cône végétatif qui montre sur ses flancs l'ébauche de nouvelles feuilles. Par suite de cette nouvelle croissance, le plexus nodal s'est étiré vers le haut comme nous l'avons vu tout à l'heure s'étirer vers le bas. Ce sont les prolongements internes ou gemmulaires qui ont pris part presque exclusivement à cette élongation. Ils sont maintenant dirigés verticalement et paraissent faire suite directement aux tubes centraux de la portion hypocotylée, tandis que les prolongements cotylédonaires rejetés vers l'extérieur décrivent une courbe à convexité interne très accusée (fig. 11, C).

La tige, dans le premier entre-nœud encore peu développé, montre comme dans la portion hypocotylée, deux cercles de laticifères, les uns centraux, les autres corticaux qui sont la continuation plus ou moins directe des tubes correspondants de cette dernière région. Ces tubes, par suite de ramifications successives, sont toutefois en nombre plus grand, ainsi qu'on le voit sur la figure 12, qui représente la coupe transversale d'un entre-nœud ayant seulement 2 millimètres de longueur. On constate d'après cette même figure, que leur position demeure constante, les centraux (T) sont à la périphérie du cylindre central, les corticaux sont sous l'épiderme. Mais ces tubes ne sont pas toujours faciles à distinguer, soit des cellules voisines quand il s'agit des premiers, soit des méats de l'écorce quand il s'agit des seconds. Par leur extrémité supérieure, les uns et les autres arrivent au sommet du cône végétatif et le suivent toujours dans sa croissance.

Au nœud suivant, ces tubes se ramifient et s'enchevêtrent plus ou moins envoyant leurs branches dans les jeunes feuilles. Il en résulte un petit plexus qui rappelle le plexus nodal de l'embryon, mais qui, en raison de son mode de formation, ne présente jamais la même régularité.

Les tubes émanés de ce plexus pénètrent dans le tissu encore homogène des feuilles, et s'y comportent comme les prolongements cotylédonaires à l'intérieur des cotylédons, aussi la description faite pour ces derniers peut-elle servir pour les feuilles.

A l'aisselle de ces dernières, on voit naître de petites émergences qui deviennent autant de bourgeons. A l'intérieur de ces bourgeons, plus tard, s'engagent des branches venues du plexus nodal; ces branches se dirigent les unes à la périphérie du cylindre central, les autres sous l'épiderme, et présentent des caractères analogues à ceux que nous venons de décrire dans le premier entre-nœud de la tige. A leur tour, ils se comportent vis-à-vis des feuilles de ce bourgeon ainsi que l'ont fait ceux de la tige ; il en résulte que le premier entre-nœud d'un rameau latéral ne présente avec le premier entre-nœud de la tige aucune différence, au point de vue de l'appareil laticifère. Comme d'autre part, les laticifères ont dans le second entre-nœud la même disposition que dans le premier, se ramifient au second nœud comme ils se sont ramifiés au premier, et envoient aux secondes feuilles des branches qui suivent une marche identique à celle suivie pour les feuilles précédentes, il en résulte aussi que les portions successives de la tige demeurent semblables entre elles en ce qui concerne l'appareil laticifère. Ce que nous disons des deux premiers nœuds et entre-nœuds de la tige doit être répété pour tous les nœuds et entre-nœuds suivants; il en est de même pour les nœuds et entre-nœuds produits par les bourgeons latéraux. Aussi, peut-on examiner une portion quelconque de la tige ou d'un de ses rameaux, on trouvera toujours pour l'appareil laticifère la disposition que nous venons d'indiquer.

Nous ferons par conséquent remarquer que l'étude de l'appareil laticifère dans l'embryon suffit pour connaître l'appareil laticifère de la plante adulte, et si l'on excepte les radicelles d'une part, et les organes reproducteurs d'autre part, elle permet d'en avoir une idée aussi exacte que complète. Nous estimons même, que seule, l'étude du développement embryonnaire peut donner une notion juste de cet appareil, car seule elle montre sa parfaite autonomie. En multipliant ensuite certaines des parties de cet appareil embryonnaire et en l'amplifiant considérablement, on peut aisément se le représenter tel qu'il existe à l'intérieur de la plante adulte.

Sur les laticifères des formations secondaires. — L'étude que nous venons de faire nous a montré que les laticifères qui se rencontrent dans les parties nouvelles de la plante, sont toujours des ramifications du système laticifère issu de l'embryon. Elle confirme donc l'affirmation de M. Schmalhausen et de M. Schullerus. Mais les plantes qui ont été le plus étudiées sont annuelles ou bisannuelles, par conséquent ne présentent qu'un faible développement des formations secondaires, alors qu'il en est d'autres possédant aussi des laticifères, qui vivent de nombreuses années et s'épaississent beaucoup (*Morus*, *Broussonetia*, etc.), à l'aide de formations secondaires. Il est intéressant de savoir comment, dans ces dernières plantes, se comportent les laticifères, c'est-à-dire, ainsi que le demande M. Haberlandt (1), s'il naît de nouvelles cellules laticifères aux dépens de cellules de formation secondaire, ou bien si ce sont des rameaux des laticifères primitifs qui pénètrent dans les tissus secondaires.

En faisant de nombreuses recherches sur ces plantes, on peut constater que l'apparition de ces formations secondaires n'apporte aucun élément nouveau dans la constitution de l'appareil laticifère; elle accroît simplement le champ de sa répartition. Quand, dans une région donnée, une assise

(1) *Loc. cit.*, p. 225.

devient génératrice et forme de nouveaux tissus, les portions les plus voisines de l'appareil laticifère envoient à l'intérieur de ces tissus, encore à l'état de méristème, des rameaux qui s'insinuent entre leurs cellules, et suivent ceux-ci dans leur croissance. Ce fait se reproduisant dans tous les points où prennent naissance des formations secondaires, celles-ci se montrent plus tard abondamment pourvues de laticifères, alors que les portions primitives de l'appareil peuvent être depuis longtemps détruites. Il en résulte que, dans un végétal de très grande taille, comme l'est un Mûrier par exemple, c'est l'appareil laticifère issu de l'embryon qui, considérablement amplifié, parcourt de ses rameaux la masse énorme des tissus de l'arbre. Au fur et à mesure que les portions les plus anciennes de l'appareil laticifère se détruisent, soit par la chute (cotylédons, feuilles), soit par l'exfoliation (écorce), soit par toute autre cause, celui-ci s'accroît par ses extrémités situées dans les bourgeons, et donne de nouveaux rameaux aux foyers de méristème intercalaires. Il demeure donc toujours vivant, au moins par certaines de ses parties, conservant jusqu'à la mort du végétal sa complète autonomie.

VI. — ROLE DE L'APPAREIL LATICIFÈRE DANS LA CLASSIFICATION.

Nous avons vu, dans la partie historique placée au début de ce travail, que M. Dippel (1) distingue un groupe de plantes qu'il étudie à part, en raison du mode de constitution de leur appareil laticifère. Ce groupe comprend les quatre familles suivantes : Euphorbiacées, Morées, Apocynées et Asclépiadées. Il est caractérisé par ce fait que les laticifères sont formés de tubes isolés qui ne s'anastomosent jamais entre eux.

Ces familles ont été étudiées ensuite par M. David (2), qui confirma ce mode de constitution des laticifères, sans

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

s'occuper, d'ailleurs, d'établir des distinctions entre eux.

M. Trécul a décrit ces organes dans un grand nombre d'espèces, et nous avons vu quelle était sa manière de les envisager. Il a étudié en particulier les laticifères des Apocynées et Asclépiadées (1), assimilant entre eux les laticifères des *Asclepias*, des *Stapelia*, des *Vinca*, des *Tabernæmontana*, etc. M. Schmalhausen (2) attribue des laticifères inarticulés aux Euphorbiacées, Apocynées, Asclépiadées et Urticacées. Il emploie, pour désigner ces organes, le nom de *Milchsaftschläuche*, donnant celui de *Milchsaftgefässe* aux laticifères articulés des Campanulacées, Chicoracées, etc. Mais, pas plus que ses prédécesseurs, il ne fit de distinction dans chacune de ces familles.

Donc comme ses prédécesseurs, il n'admet dans les Euphorbiacées, Apocynées, Asclépiadées et Urticacées qu'une seule forme de l'appareil laticifère.

De Bary (3) accepte la généralisation et cite même, d'après Hanstein, les laticifères du Ricin, de la Mercuriale, etc., parmi les Euphorbiacées. Il fait la même généralisation chez les Urticacées, les Apocynées et les Asclépiadées.

En 1884, M. F. Pax (4) proposa une classification des Euphorbiacées, basée exclusivement sur les caractères anatomiques, et il accorda la prépondérance aux caractères fournis par l'appareil laticifère. Il établit une première catégorie, comprenant les plantes de cette famille qui n'ont aucun appareil laticifère. Parmi celles qui au contraire en présentent, il distingua trois groupes.

Un premier groupe a des tubes laticifères articulés formés de cellules d'égale longueur.

Un second groupe offre encore des tubes articulés, mais les cellules qui les constituent sont de longueur inégale.

Enfin, un troisième et dernier groupe comprend les

(1) Voir Index bibliographique.
(2) *Loc. cit.*
(3) *Vergleich. Anat.*
(4) Engler, *Botan Jahrb.*, t. V, 1884, p. 384.

plantes qui possèdent des tubes laticifères inarticulés.

La classification de la famille des Euphorbiacées est, d'après lui, la suivante :

I. — PHYLLANTHOÏDÉES.

Euphorbiacées biovulées des auteurs. — Ne presentant ni tubes articulés ni tubes inarticulés, comprenant :

1. *Calétiées.*
2. *Phyllanthées.*
3. *Bridéliées.*

II. — CROTONOÏDÉES.

Euphorbiacées uniovulées des auteurs. — Présentant des tubes laticifères, soit articulés, soit inarticulés.

A. *Acalyphinées.* — Laticifères articulés, d'ailleurs parfois peu distincts.

1. *Ricinocarpées* (Müll.).
2. *Acalyphées* (Müll. moins *Johannesiées*, *Garciées*, *Hévéée* et *Daléchampiées*).
3. *Daléchampiées* (Müll.).
4. *Johannesiées*, *Garciées*, *Hévéées* (Müll.).

B. *Hippomanoïnées.* — Tubes laticifères inarticulés.

5. *Hippomanées* (Müll.).
6. *Euphorbiées* (Müll.).
7. *Crotonées* (Müll.).

L'auteur de cette classification insiste sur la concordance qu'elle présente avec la classification de M. Müller (1), basée sur des caractères morphologiques. Elle en diffère, toutefois, en ce que M. Müller place dans le groupe des Acalyphées, les Daléchampiées, Johannésiées, Garciées et Hévéées. Il est vrai que les Hévéées, que M. Pax place à côté des Garciées, dans un groupe à part, sont accompagnées d'un point de doute.

(1) De Candolle, *Prod.*, XV, 2. — *Das System der Euphorbiaceen*, *Bot. Zeit.*, 1864, p. 324.

M. Pax, ayant ainsi subdivisé les Euphorbiacées, admet que le tube laticifère inarticulé représente le terme extrême de différenciation du tube laticifère articulé, dérivé lui-même de cellules complètement isolées à l'origine. Il trouve la transition entre ces deux formes de tissu laticifère, dans les Johannésiées par exemple, où certaines des cellules constituant les tubes articulés présentent un allongement considérable.

Se basant alors sur cette interprétation, il établit les liens philogénétiques qui lui paraissent exister entre les diverses tribus ainsi constituées, et trouve que le type qui a produit les Phyllanthoïdées est plus vieux que le type qui a donné naissance aux Crotonoïdées.

De ces dernières sont dérivées plus tard, mais à une époque encore très ancienne, les Acalyphinées et les Hippomanoïnées. Pendant que les Acalyphinées se rencontrent surtout dans l'ancien continent, la plupart des Hippomanoïnées habitent le nouveau monde. L'isolement de certains groupes de Phyllanthoïdées et d'Acalyphinées en Australie ayant donné naissance aux Sténolobées.

Cette manière de voir se trouve confirmée, pour cet auteur, tant par les résultats paléontologiques, que par les résultats géographiques.

Toutefois, si cette classification basée sur les caractères tirés de l'appareil laticifère concorde en grande partie avec celle de M. Müller, elle diffère notablement des classifications adoptées, soit par M. Baillon (1), soit par M. Bentham (2). Cette différence, notamment en ce qui concerne la division proposée par le dernier auteur, tient moins au choix des caractères fournis par l'appareil laticifère, qu'à la connaissance imparfaite qu'on avait alors de ces derniers. L'un des exemples les plus frappants à cet égard est celui du genre *Jatropha*, que M. Bentham avait écarté du genre *Manihot* pour le mettre dans la sous-tribu des Adrianées.

(1) *Étude générale du groupe des Euphorbiacées*, 1858. — *Histoire des plantes*.
(2) *Genera plantarum*.

M. Pax déclare cette séparation mauvaise, et place le genre *Jatropha* dans la sous-tribu des Hippomanées, à côté du genre *Manihot*.

Ce dernier auteur met aussi dans la même sous-tribu les Géloniées, attribuant ainsi à toutes les plantes de ce groupe des tubes laticifères inarticulés. Nous verrons bientôt que les caractères présentés par les laticifères de ces plantes étaient ainsi méconnus.

A peu près à la même époque où paraissait l'étude de M. Pax sur les Euphorbiacées, un auteur anglais, M. H. Scott, publiait (1) le résultat de ses recherches sur l'appareil laticifère d'une plante de cette famille, appartenant précisément au genre Manihot. Dans cette publication, il indique que le *Manihot Glaziovii* possède non pas des laticifères inarticulés, mais bien des laticifères articulés, formés par la résorption plus ou moins complète des parois transversales de cellules allongées placées à la suite les unes des autres. Ces laticifères présentent en outre dans leur paroi longitudinale des perforations de différentes grandeurs, qui les font communiquer entre eux de façons diverses. Aussi cet auteur estime-t-il qu'on doit distinguer chez les Euphorbiacées deux formes de tissu laticifère, qui se seraient, dit-il (2), constituées d'une matière indépendante.

Dans une note jointe (3) au travail précédent, M. H. Scott montre que le tissu laticifère de l'*Hevea Spruceana* est très semblable à celui du *Manihot Glaziovii*.

Lors de la précédente publication, l'auteur anglais ignorait le système de classification proposé par M. Pax.

(1) *On the laticiferous tissu of Manihot* Glaziovii. Quarterly Journal of microsc. science, 1884, 3e série, t. XXIV, p. 194.

(2) « Taking all the facts into consideration it appears necessary, at least untills transitional forms have been shown to occur, to regard the two categories of laticiferous tubes as distinct forms of tissue, wich are only physiologically related to one another. And if this be so, it will follow, as suggested above that the formation of laticiferous tissue is a phenomenon wich has apparead independently, at least twice, within the circle of relationship now represented by the natural order Euphorbiaceae. »

(3) *Note on the laticiferous tissue of* Hevea Spruceana, *loc. cit.*, p. 205.

Deux ans plus tard, il revient sur le même sujet (1). Ayant eu l'occasion d'étudier de jeunes plantules de l'*Hevea brasiliensis*, il confirme les résultats déjà indiqués par lui dans l'*Hevea Spruceana*. Il insiste sur ce que ces résultats contredisent l'opinion admise par M. Pax au sujet des genres *Manihot* et *Hevea*, concordant au contraire avec la classification adoptée par M. Bentham dans le *Genera plantarum*.

En revanche, il partage tout à fait la manière de voir de M. Pax au sujet du mode de formation des laticifères inarticulés dans le cours du développement philogénétique.

M. Pax publie (2) une nouvelle classification des Euphorbiacées qui est en ce moment en cours de publication. Dans ce travail l'auteur allemand adopte une subdivision très différente de celle qu'il avait précédemment proposée. Il n'accorde aux caractères fournis par l'appareil laticifère qu'une importance secondaire cette fois. Il admet tout d'abord la division de la famille des Euphorbiacées en deux grands groupes caractérisés par la forme de leurs cotylédons : Platylobées et Sténolobées.

Puis, il fait intervenir les laticifères pour subdiviser les Platylobées, en Phyllanthoïdées et en Crotonoïdées. Les Phyllanthoïdées n'ont jamais de laticifères. Les Crotonoïdées au contraire peuvent posséder des laticifères ou en être dépourvues. Mais pour distinguer ces dernières il se sert surtout des caractères morphologiques. Détruisant les deux groupes Acalyphinées et Hippomanoïnées qui formaient les Crotonoïdées de sa première classification, il répartit ces dernières en huit groupes d'égale valeur.

Il enlève d'abord aux Acalyphinées, les Ricinocarpées qu'il place dans les Sténolobées et supprime les Dalechampiées comme groupe distinct pour le fondre dans les Acalyphées (section des Plukénétinées).

Au contraire, il subdivise les Hippomanoïnées pour en for-

(1) *On the occurrence of articulated laticiferous vessels in* Hevea (Journal of the Linn. Soc. Bot., XXI, 1886, p. 566.)

(2) A. Engler et K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1890, 42e fasc.

mer à part les Géloniées, les Cluytiées, les Manihotées. Il réunit aux genres *Johannesia*, *Garcia*, *Hevea*, les *Jatropha*, etc., pour constituer les Jatrophées.

Voici d'ailleurs la classification telle que M. Pax l'admet.

A. Platylobées.
- I. *Phyllanthoïdées.*
  - 1. Phyllanthées.
  - 2. Bridéliées.
  - 3. Daphniphyllées.
- II. *Crotonoïdées.*
  - 1. Crotonées.
  - 2. Acalyphées.
  - 3. Jatrophées.
  - 4. Manihotées.
  - 5. Cluytiées.
  - 6. Géloniées.
  - 7. Hippomanées.
  - 8. Euphorbiées.

B. Sténolobées.
- I. *Poranthéroïdées.*
- II. *Ricinocarpoïdées.*

Cet auteur attribue aux Jatrophées des tubes articulés, par suite de la résorption des parois transversales qui séparaient entre elles les cellules placées en file.

Ce groupe des Jatrophées comprend d'après lui les genres suivants :

Aleurites.
Johannesia.
Garcia.
Acidocroton.
Tritaxis.
Jatropha.
Avellanites.
Micrandra.
Hevea.

Or, nous avons décrit, dans le cours du présent travail, l'appareil laticifère de l'*Aleurites triloba*. Nous avons vu qu'il est formé de tubes inarticulés et semblable par son mode de constitution à celui d'une Euphorbe ou d'un Hippomane. Si à l'état adulte, cette plante possède un appareil laticifère formé de tubes articulés, il se peut que ce dernier se soit

produit indépendamment du premier, ou au contraire qu'il ait pris naissance aux dépens de celui-ci. Dans le premier cas, la même plante posséderait à l'état adulte deux appareils laticifères distincts, dans le second cas elle présenterait successivement les deux modifications typiques du tissu laticifère. Nous n'insisterons pas davantage sur ce fait pour le moment, car nous y reviendrons un peu plus loin.

Quoi qu'il en soit d'ailleurs à cet égard, la présence de laticifères inarticulés dans l'embryon de l'*Aleurites triloba* pourrait peut-être modifier un peu les rapports du groupe des Jatrophées. Cette modification serait motivée en outre par ce fait, que la présence de laticifères inarticulés ne se rencontre pas seulement dans l'embryon de l'*Aleurites triloba*. En effet, on rencontre aussi un appareil laticifère inarticulé dans l'embryon du *Jatropha Curcas* et du *Jat. multifida*. Peut-être l'embryon de la plupart des autres espèces de ce groupe, présente-t-il les mêmes caractères? Je n'ai pu le vérifier, car les matériaux nécessaires pour cette recherche m'ont fait défaut. En tout cas, les seules espèces que j'ai pu me procurer et que je viens de citer sont semblables à cet égard.

Il est vrai que l'embryon de l'*Hevea* placé dans ce groupe des Jatrophées possède un appareil laticifère formé de tubes articulés ne différant guère de ceux qui ont été décrits par M. H. Scott, dans les cotylédons, après quelques jours de germination. M. H. Scott a étudié des plantules de l'*Hevea brasiliensis*, c'est sur l'embryon de l'*Hevea guyanensis* que j'ai fait cette comparaison. La différence présentée par ce genre, au sujet de l'appareil laticifère, pourrait donc être invoquée pour l'éloigner un peu des genres précédents. En tout cas, elle justifie au moins en ce qui concerne l'*Hevea*, la division en deux sections faite par M. Bentham dans la sous-tribu des Jatrophées. D'après cet auteur, la première section comprend les genres :

Elateriospermum.
Cunuria.
Micrandra.
Avellanita.
Hevea.

La seconde les genres :

Johannesia.
Jatropha.
Acidocroton.
Tritaxis.
Aleurites.
Garcia.

Il serait intéressant de connaître la structure embryonnaire de l'appareil laticifère dans les genres *Avellanita*, *Micranda*, *Cunuria*, *Elateriospermum*, afin de voir si elle est semblable à celle du genre *Hevea*, ou si au contraire elle est inarticulée comme dans l'*Aleurites* et le *Jatropha*. Il se pourrait d'ailleurs que la structure articulée présentée par l'appareil laticifère de l'*Hevea* ne soit pas la structure primitive. En effet, je n'ai pu me procurer que des embryons déjà complètement développés, par conséquent je ne puis affirmer qu'il ne présente pas au début de sa formation un appareil inarticulé. Si au contraire il le présentait, on aurait une raison de rapprocher le genre *Hevea* des genres précédents, et il faudrait voir en lui une transformation seulement plus hâtive de l'appareil laticifère.

Dans le *Manihot*, qui est le type du groupe des Manihotées, on ne constate dans l'embryon aucune trace de l'appareil laticifère.

Il en est de même dans le *Gelonium*, type des Géloniées.

Au contraire, dans toutes les espèces du groupe des Hippomanées que j'ai pu étudier, l'embryon possède un appareil laticifère inarticulé. Le même appareil se rencontre dans les Euphorbiées.

On voit que les caractères fournis par l'étude embryogénique de l'appareil laticifère, concordent bien avec la plupart des caractères tirés de la morphologie externe et peuvent même dans certains cas donner des indications précieuses au sujet de l'affinité que peuvent présenter entre eux certains genres. C'est ainsi que l'on est amené à considérer les Jatrophées comme un groupe, constitué essentiellement par

des formes de passage, reliant entre eux les groupes où l'on ne constate la présence que de tubes laticifères articulés comme les Adrianées, et ceux qui possèdent des tubes complètement inarticulés comme les véritables Crotonées, les Hippomanées et les Euphorbiées.

Si nous passons à la famille des Urticacées, nous verrons que là encore, cette étude embryogénique peut nous fournir quelques caractères. Dans la publication que nous avons déjà citée (1), M. A. Engler place les Cannabinées dans la famille des Moracées et attribue aux plantes de cette famille des laticifères inarticulés (*Milchsaftschläuche*). Or, les Cannabinées (*Cannabis sativa*) ne présentent dans l'embryon aucune trace de laticifères. On ne saurait donc comparer ces plantes, sous le rapport de l'appareil laticifère, avec les Morées et les Artocarpées, par exemple, qui possèdent un appareil laticifère inarticulé bien développé dans leur embryon.

On décrit aussi dans l'Ortie (*Urtica dioïca*) des tubes laticifères, mais ces tubes ne sont pas davantage comparables à ceux des Morées, car ils ne prennent pas naissance dans l'embryon.

Il convient de signaler le même fait dans certaines plantes de la famille des Apocynées. C'est ainsi que les diverses espèces du genre *Vinca* (*V. major*, *minor*), chez lesquels on indique des laticifères inarticulés, sont complètement dépourvues de cet appareil dans l'embryon. Il en est ainsi dans l'*Amsonia latifolia*, le *Tabernæmontana Wallichiana*. Si l'on se rappelle que nous avons trouvé un appareil laticifère embryonnaire dans l'*Apocynum venetum* et le *Strophanthus hispidus*, on pourra admettre que la tribu des Echitées à laquelle ces dernières plantes appartiennent, est caractérisée par la présence d'un appareil laticifère embryonnaire, tandis que la tribu des Plumériées (*Vinca*, *Tabernæmontana*) se distingue de la précédente par l'absence d'appareil laticifère embryonnaire.

(1) A. Engler et K. Prantl., *Die natürlich. Pflanzenfam.*, 18e fasc.

VII. — NATURE MORPHOLOGIQUE DE L'APPAREIL LATICIFÈRE.

On a beaucoup discuté pour savoir quelle est la véritable nature des tubes laticifères. Nous avons déjà indiqué, dans la revue historique placée en tête de ce travail, les différentes opinions émises sur ce point. Nous rappellerons qu'ils furent successivement pris pour des espaces intercellulaires, puis pour des tubes ayant bien une existence propre dès leur origine. Il est vrai que ce qu'on appelait alors leur origine, n'était que leur accroissement dans les parties les plus jeunes de la plante. Les uns les regardèrent comme des éléments libériens, tant en raison de leur situation dans la plante, que des réactions données par leur paroi. D'autres y virent des éléments appartenant au parenchyme fondamental (1), et cette manière de voir fut confirmée par les observations les plus récentes (2).

Nous avons montré nous-même, que ces éléments naissent en effet, toujours aux dépens de cellules appartenant au méristème primitif, précédant dans leur apparition la différenciation de tous les autres tissus, et par conséquent ne pouvant dériver d'aucun d'eux.

Nous avons également indiqué les diverses comparaisons auxquelles ils ont donné lieu. Alors que M. David y voit des cellules scléreuses ramifiées (3), M. Schmalhausen les compare à des hyphes de Champignons se développant en parasites à l'intérieur de la plante qui les possède. Toutefois il ajoute qu'ils présentent avec des hyphes cette différence qu'ils ne s'accroissent que dans les méristèmes et perdent de bonne heure la faculté de se ramifier (4).

Cette comparaison de M. Schmalhausen est acceptée plus

(1) David, *Loc. cit.*
(2) Schmalhausen, *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*
(4) *Loc. cit.*, p. 17. « Die Milchsaftschläuche der *Euphorbien* wären dem-

tard par M. Schullerus qui la déclare encore plus exacte que ne le pense l'auteur précédent, car la différence qu'il indique n'existe pas, ces tubes demeurant très longtemps susceptibles de se ramifier (1). Et il montre en effet que les tubes laticifères envoient des branches dans les radicelles et que ces branches naissent sur ces tubes en des points de leur parcours qui sont formés depuis un temps plus ou moins long.

Telles sont les opinions des auteurs précédents au sujet des laticifères. Je ne m'arrêterai pas à celle de M. David, car elle a été réfutée déjà par M. Schmalhausen, mais à propos de la comparaison émise par ce dernier auteur je ferai remarquer que si les laticifères inarticulés rappellent des hyphes de Champignon par leur forme, leur longueur, leur ramification, ils en diffèrent beaucoup par d'autres caractères. Je n'insisterai pas sur ce fait que le nombre constant de ces laticifères à l'origine se concilie mal avec l'idée de parasites, mais j'insisterai au contraire sur un caractère qui paraît avoir complètement échappé à tous les auteurs qui se sont occupés de cet appareil : je veux parler de la régularité si grande que présentent les laticifères dans certaines plantes. Il suffit en effet de se rappeler les descriptions que nous avons données de l'appareil laticifère des *Euphorbia exigua*, *Peplus*, notamment, pour être frappé par ce caractère. Or cette régularité écarte absolument toute idée de comparaison avec les filaments du thalle d'un Champignon qui se développerait là, d'une manière en quelque sorte indépendante.

D'autres auteurs ont cherché à expliquer la nature des la-

nach vielleicht nicht unpassend mit intercellular-wachsenden, parasitisch in dem Gewebe sich verbreitenden Pilzhyphen zu vergleichen, mit dem Unterschiede jedoch, dass sie nur im meristematischen Gewebe wachsen und sich verzweigen, bald aber die Fähigkeit, Seitenäste zu treiben, verlieren. »

(1) *Loc. cit.*, p. 44-45. « Bei der embryonalen Entwickelung haben wir schon gesehen, dass die jungen Milchsaftschläuche mit einer gewissen Selbständigkeit sich in dem Gewebe verbreiten und dass daher die Vergleichung derselben mit Pilzhyphen eine ganz zutreffende ist. Ja diese Aehnlichkeit geht noch weiter, als Schmalhausen angiebt. »

ticifères en indiquant leur mode de formation au cours de l'évolution des végétaux.

C'est ainsi que nous avons vu, dans le chapitre précédent, M. Pax admettre que les plantes possédant des tubes laticifères articulés sont apparues les premières, et que se sont montrées ensuite les plantes pourvues de tubes inarticulés. Aussi, cet auteur admet-il que les tubes inarticulés se sont produits aux dépens des tubes articulés, par résorption des parois transversales de ces derniers.

M. Scott partage complètement l'avis de M. Pax sur ce point, et il appelle l'attention sur les rapports qui peuvent exister entre les (sacs) et les véritables vaisseaux laticifères. En combinant cette dernière vue avec celle de M. Pax, il arrive à la conclusion que les Euphorbiacées (à sacs) laticifères clos ont donné naissance d'une part à des plantes possédant des tubes inarticulés comme les Euphorbes, d'autre part à celles qui comme le *Manihot* offrent de vrais vaisseaux produits par fusion de cellules. Il estime que cette conclusion est bien digne d'être confirmée par des observations plus complètes. Pour soutenir son opinion, M. Scott rappelle que certaines familles montrent comment se fait cette transformation graduelle des cellules en vaisseaux complètement fusionnés, de façon à former un réseau complexe (1).

Parmi les Papavéracées, le genre *Sanguinaria* présente des cellules caractérisées par un latex rouge. Ces cellules sont arrondies, courtes dans la racine, allongées au contraire, dans le pétiole et dans la tige. Les cellules sont remplacées par des vaisseaux (*Chelidonium*), dont les parois transversales persistent partiellement. Ces vaisseaux ne forment jamais de réseau, et ceux de la tige sont plus allongés que ceux de la racine. Enfin, la fusion entre les vaisseaux est complète (*Papaver*); il ne reste plus trace de cloisons transversales, et ces vaisseaux eux-mêmes se fusionnent entre eux latéralement, de façon à constituer un réseau compliqué.

(1) De Bary, *Vergleichende Anat.*, p. 199, 450, 452.

On trouve la même transition dans les genres *Caladium*, *Arum* et *Monstera* de la famille des Aroïdées.

Ce mode de formation des vaisseaux laticifères ou des laticifères articulés, par fusion de cellules primitivement isolées, est un fait facile à constater et absolument certain; mais il n'en est point ainsi de celui des laticifères inarticulés. Évidemment, la conclusion des auteurs précédents semble très logique, mais elle repose toutefois sur une hypothèse qui pourrait être interprétée tout autrement.

L'hypothèse de ces deux auteurs consiste, en effet, à admettre que le laticifère inarticulé est un organe plus parfait que le tube articulé et qu'il a fait son apparition à une époque ultérieure dans le cours du développement philogénétique.

Or, au point de vue strictement anatomique, on pourrait parfaitement soutenir que le laticifère inarticulé est, au contraire, un organe moins parfait que le tube articulé, et que c'est ce dernier qui dérive de l'autre. En effet, la structure primitive est toujours continue; l'apparition du cloisonnement est considérée comme un perfectionnement, perfectionnement souvent même indispensable au développement ultérieur de l'être ou de l'organe considéré. Si l'appareil laticifère obéissait à cette loi générale, le tube inarticulé serait donc l'état primitif. Le cloisonnement se manifestant dans sa structure continue, donnerait naissance au tube articulé qui serait un état plus avancé; enfin, les cloisons se formant en plus grand nombre, le tube aurait une structure cellulaire, et ce serait là l'état le plus parfait.

On pourrait alors, si l'on veut, considérer la destruction des parois qui se manifeste lors de la fusion des cellules en tubes, non plus comme un perfectionnement, mais au contraire comme un phénomène régressif.

Que la destruction de cloisons soit considérée comme une déchéance anatomique pour l'organe qui la présente, cela n'a rien qui doive surprendre; mais que des cellules en file constituent un appareil plus parfait qu'un tube, voilà qui paraîtra peut-être étrange.

L'étrangeté de cette proposition tient surtout à ce que l'on envisage ces organes presque exclusivement au point de vue physiologique. On les regarde volontiers comme formant un appareil conducteur, et il est évident, dès lors, qu'ils fonctionneront d'autant mieux comme tel, qu'ils présenteront une voie plus facile, c'est-à-dire dépourvue d'obstacles représentés par les cloisons. Cette manière de voir est, d'ailleurs, confirmée pour MM. Pax et Scott, par ce fait que l'on suit ce mode de formation dans un même groupe de plantes, et que c'est dans les plantes les plus élevées en organisation (Composées, Campanulacées) qu'on peut rencontrer ces tubes fusionnés.

Ainsi, en s'en tenant aux arguments tirés de l'étude anatomique (1), on peut soutenir cette hypothèse, que le tube cloisonné représente un état plus parfait que le tube inarticulé, et par conséquent peut avoir pris naissance aux dépens de ce dernier. Mais ces arguments sont purement théoriques, tandis que l'interprétation fournie par MM. Pax et Scott est basée sur des faits bien connus, à savoir la formation de tubes articulés aux dépens de cellules en file, par résorption des parois de séparation.

Et bien, les arguments théoriques que je viens d'opposer à l'interprétation précédente, sont appuyés sur des faits positifs qui paraissent les justifier complètement. Je rappellerai que dans l'étude des Euphorbiacées nous avons décrit, dans l'embryon de l'*Aleurites triloba*, un appareil laticifère inarticulé, absolument comparable à celui d'une Euphorbe au point de vue de sa structure. Or, cette plante, à l'état adulte, possède un appareil laticifère articulé. La même plante, à divers états de son développement, offre donc les deux modifications typiques de l'appareil laticifère, et leur

(1) Je laisserai de côté les arguments tirés du rôle physiologique de ces organes, car il est encore trop discuté, mais je ferai remarquer que le latex est en général d'une composition très complexe, qu'il renferme souvent à la fois des substances de réserve et des substances d'excrétion, que si les premières doivent être transportées, il semble que le transport des secondes soit sans utilité, car elles ne sauraient être éliminées.

ordre de succession est bien conforme à celui que nous venons d'indiquer en nous laissant guider par des considérations théoriques. Cette espèce n'est, d'ailleurs, pas la seule où l'on puisse trouver cette confirmation ; d'autres plantes de la même tribu nous l'ont également présentée. C'est ainsi que le *Jatropha Curcas* et le *J. multifida*, les deux seules espèces de ce groupe dont nous ayons pu nous procurer des embryons en bon état, nous ont montré la même disposition de l'appareil laticifère. On voit que ces faits militent bien en faveur de l'opinion que j'ai soutenue plus haut par des raisons seulement théoriques.

Je dois ajouter que le genre *Hevea*, placé dans la même tribu que les genres précédents, nous a offert, dans l'embryon, des tubes fusionnés ; mais, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, nous n'avons pu étudier que des graines mûres, et par conséquent il se peut que ce ne soit pas là la forme primitive de l'appareil chez cette espèce. Dans ce cas, la modification serait ici plus précoce, et pourrait indiquer que ce genre est de création un peu plus récente que les précédents.

Il résulte, en outre, des faits que je viens de citer, qu'on ne saurait distinguer aussi complètement qu'on le fait depuis Dippel, les deux formes inarticulée et articulée du tissu laticifère. Bien loin de caractériser des groupes entiers ou des familles, comme le pensait de Bary, ces formes de tissu ne sauraient désormais être considérées comme s'excluant l'une l'autre, puisqu'on les rencontre associées dans la même plante. Il faut donc spécifier, quand on parle des laticifères des Euphorbiacées, de quelle forme de laticifères il s'agit.

Toutefois, si l'importance des laticifères par rapport à la classification est moindre qu'on avait pu le supposer, leur importance au point de vue anatomique l'est davantage. Si l'on étudie, en effet, les laticifères typiques qui caractérisent un groupe nombreux de plantes (*Euphorbia*, *Hippomane*, *Asclepias*, *Broussonetia*, etc.), on est frappé de leurs carac-

tères remarquables : 1° quant à leur origine, on voit qu'ils naissent en nombre sensiblement constant, dès les premiers cloisonnements de l'œuf; 2° quant à leur taille, on constate qu'ils atteignent en longueur celle de la plante elle-même, et se ramifient à son intérieur; enfin, 3° quant à leur durée, on remarque qu'ils demeurent vivants, au moins dans certaines de leurs parties, aussi longtemps que la plante elle-même.

C'est en vain qu'on chercherait un terme de comparaison pour ces organes. Il n'est pas un seul élément anatomique qui présente de tels caractères. Il n'y en a pas un seul qui exige, pour sa formation, le méristème issu des premiers cloisonnements de l'œuf, et ne puisse se former plus tard; il n'y en a pas non plus qui puisse atteindre cette longueur, longueur vraiment surprenante dans le cas des grands arbres (Mûrier), si l'on réfléchit, en outre, à la puissance de ramification qu'ils présentent. Enfin, il n'y en a pas davantage qui puisse vivre par l'une quelconque de ses parties, pendant la durée souvent très longue que présentent la plupart des plantes arborescentes qui les possèdent.

En raison de ces caractères si remarquables, j'estime qu'il y a lieu de les désigner par un qualificatif spécial. Je proposerai celui de *tubes continus primitifs*.

Ainsi, on pourra les indiquer brièvement et d'une manière précise. On range en effet actuellement, sous le nom de laticifères inarticulés, des organes qui ne possèdent pas les mêmes caractères que ces derniers. Ces organes sont susceptibles d'atteindre une grande longueur, mais ils n'exigent pas, comme les précédents, le méristème primordial pour se former, et par conséquent peuvent naître dans différents points. Par suite, leur taille est aussi toujours moins grande relativement, et leur durée plus courte. Parmi les plantes qui sont regardées comme pourvues de laticifères inarticulés typiques, et qui ne possèdent en réalité que ces derniers organes, je citerai les Pervenches dans les Apocynées et le Chanvre dans les Urticacées. A cette seconde catégorie, on

pourra appliquer désormais le nom de *tubes continus ultérieurs*.

Tous les autres tubes seront appelés *articulés*, et parmi ceux-ci on pourra peut-être distinguer ceux qui se montrent toujours cloisonnés (*Cnesmone*), et ceux, au contraire, chez lesquels la fusion se fait complètement par résorption des parois. En présentant, sous forme de tableau, les différents éléments qui appartiennent au tissu laticifère, on aurait les diverses catégories que voici :

Tissu laticifère	Tubes	continus	primitifs	naissant dans l'embryon, parcourant la plante entière et demeurant vivants pendant toute son existence : *Euphorbia*, *Croton*, *Broussonetia*, *Ficus*, etc.
			ultérieurs	naissant au dehors de l'embryon : *Urtica*, *Vinca*, etc.
		articulés	séparés	ayant une longueur égale ou inégale, isolés les uns des autres par des cloisons transversales persistantes : *Cnesmone*, etc.
			fusionnés	ayant une longueur égale ou inégale, communiquant entre eux par suite de la résorption plus ou moins complète de leurs parois transversales : *Chelidonium*.
			anastomosés	ayant une longueur égale ou inégale, dont les parois transversales se résorbent ainsi que certains points de leurs parois latérales : *Hevea*, *Manihot*, *Papaver*, etc.
	Cellules		sériées	*Dalechampia*, *Bertya*, etc.
			isolées	*Glaucium*.

VIII. — RÉSUMÉ GÉNÉRAL.

Nous croyons devoir grouper ici les divers résultats indiqués dans chacun des chapitres précédents.

1° Dans une revue historique servant en quelque sorte d'Introduction à notre travail, nous avons rappelé les nombreuses études dont l'appareil laticifère a été le sujet, les diverses théories auxquelles il a donné lieu et enfin nous avons indiqué le mode de formation de cet appareil d'après les travaux récents de M. Schmalhausen et de M. Schullerus.

2° L'exposé du procédé de technique que nous avons employé dans nos recherches a montré combien ce procédé nous a été précieux. Il nous a permis en effet d'obtenir des coupes des embryons isolés les plus petits, aux divers états de leur développement. D'autre part, en simplifiant considérablement la manipulation suivie d'ordinaire pour la coloration des coupes, il nous a rendu possible l'examen d'un très grand nombre d'embryons.

3° Le chapitre que nous avons consacré à l'étude du développement des laticifères dans la famille des Euphorbiacées est de tous le plus long et la plus grande partie concerne un seul genre, le genre Euphorbe. Les diverses espèces d'Euphorbes que nous avons étudiées nous ont montré que le développement embryonnaire de l'appareil laticifère se fait non pas suivant un mode uniforme, comme on le croyait d'après M. Schmalhausen, mais qu'il se fait suivant des modes variés selon les diverses espèces considérées. Ces modes variés peuvent être ramenés à quelques types; ils sont d'ailleurs liés assez étroitement au nombre des cellules initiales que présente l'embryon.

Nous avons constaté que ce nombre varie dans des limites assez étendues et qu'il n'avait été déterminé exactement dans aucune des espèces étudiées par les auteurs précédents. Dans le cas le plus général, les initiales nombreuses forment à l'origine une assise entière entourant le cylindre central

d'un cercle complet (*Euphorbia falcata*, *helioscopia*, *portlandica*, etc.). Le cercle formé par ces initiales peut se réduire à deux arcs étendus (*Euphorbia myrsinites*), à quatre arcs plus petits (*Euphorbia segetalis*), enfin le nombre des initiales constituant chacun de ces quatre arcs peut se réduire à deux (*Euphorbia exigua*, *Peplus*, etc.), et même à une seule (*Euphorbia Engelmanni*).

L'assise mère des initiales est située toujours dans le même plan transversal que nous avons désigné sous le nom de plan nodal parce qu'il coïncide avec la base d'insertion des cotylédons.

Exceptionnellement, nous avons trouvé deux cercles d'initiales (*Croton pungens*) : l'un intérieur correspondant à l'assise externe du cylindre central, l'autre extérieur au milieu de l'écorce. Sur ces deux cercles concentriques, les initiales n'occupent pas les assises entières, elles sont séparées entre elles par plusieurs cellules de parenchyme.

Suivant qu'elles sont disposées en un cercle ou groupées en arcs, ces initiales se comportent différemment, lors de leur développement ultérieur. Dans le premier cas, elles produisent des prolongements radiaux externes qui pénètrent entre les cellules de l'écorce et se dirigent ensuite plus ou moins obliquement vers la radicule. Dans le second cas, elles émettent des prolongements tangentiels qui suivent la périphérie du cylindre central, décrivant autant d'arcs qui forment par leur ensemble un plexus annulaire. C'est de ce plexus que partent ensuite les prolongements radiaux qui, comme dans le cas précédent, se dirigent plus ou moins obliquement, à travers l'écorce, vers la radicule.

Entre les deux cas extrêmes, où le cercle d'initiales est absolument complet, et où il est réduit à quatre arcs formés chacun d'une seule cellule, il y a, nous l'avons dit, des intermédiaires. Il en résulte une grande diversité dans l'aspect des coupes passant par le plan nodal des différents embryons. Nous avons insisté sur ce point et nous avons représenté un certain nombre de ces coupes d'aspect si caractéristique.

Un autre point que nous avons mis en évidence, c'est la régularité offerte par les divers prolongements fournis par les cellules initiales dans l'axe embryonnaire. En effet, les initiales donnent naissance à diverses catégories de prolongements que, pour plus de commodité dans la description, nous avons distingué en cotylédonaires, centraux, corticaux et médullaires suivant qu'ils se trouvent dans les cotylédons à la périphérie du cylindre central, dans l'écorce ou dans la moelle. Très souvent, les tubes centraux et corticaux présentent dans leur nombre et surtout dans leur position une constance et une régularité frappantes. Cette disposition des tubes laticifères offre, dans la plupart des cas, des caractères assez spéciaux pour permettre de distinguer très sûrement des embryons appartenant à deux espèces voisines.

Nous n'avons jamais rencontré d'anastomoses, pas plus entre les laticifères et les tissus voisins qu'entre les diverses portions des laticifères eux-mêmes, confirmant ainsi l'opinion émise par M. Schullerus. Mais nous avons montré combien était inexacte sa description des laticifères dans les cotylédons de l'*Euphorbia Lathyris* et nous avons figuré la coupe d'un de ces cotylédons où l'on voit les rameaux laticifères arriver au contact de l'épiderme.

Enfin, nous avons décrit un appareil laticifère continu, semblable à celui des Euphorbes, dans l'embryon de certaines plantes considérées comme pourvues exclusivement de laticifères articulés (*Aleurites triloba*, *Jatropha Curcas*, etc.).

4° L'étude des Asclépiadées et Apocynées nous a fourni pour le développement embryonnaire de l'appareil laticifère un type nouveau. Chez certaines de ces plantes en effet l'embryon ne présente dans sa tigelle aucun prolongement cortical (*Apocynum venetum*). Chez toutes, les initiales apparaissent dans le plan nodal, situées en cercle à la périphérie du cylindre central et séparées les unes des autres par une ou plusieurs cellules de parenchyme.

Nous devons signaler une particularité qui nous a paru générale dans la famille des Asclépiadées, c'est l'inflexion

que présentent les tubes centraux dans la région du collet. Ces tubes, en effet, abandonnent le cylindre central pour pénétrer dans l'écorce à l'intérieur de laquelle ils continuent désormais leur croissance.

Nous avons vainement cherché l'appareil laticifère dans l'embryon de certaines Apocynées qui possèdent des laticifères à l'état adulte (*Vinca major*, *minor*, *Amsonia latifolia*, *Tabernæmontana Wallichiana*).

5° Nous signalerons surtout dans les Urticacées, la disposition des initiales lors de leur apparition. Celles-ci se trouvent placées par groupes de cinq en face des deux échancrures cotylédonaires, alors que dans toutes les autres plantes qui ne possèdent pas un cercle d'initiales complet, ces deux régions n'en présentent jamais.

L'appareil laticifère continu embryonnaire se montre composé dans les diverses familles où on le rencontre, des diverses parties que nous avons distinguées chez les Euphorbes, où cet appareil paraît atteindre sa complication la plus grande.

6° Partant de l'appareil laticifère embryonnaire, nous avons suivi son développement, lors de la germination, et successivement dans les diverses phases qui suivent cette germination. Nous avons pu constater ainsi que cet appareil conserve, dans son développement post-embryonnaire, la même disposition essentielle qu'il présentait dans l'embryon. Quand les tubes corticaux sont sous-épidermiques dans la tigelle, ils le sont dans les diverses portions de la tige et de ses rameaux; ils affectent en outre dans les feuilles d'une plante la même disposition que dans ses cotylédons. Par contre, cette disposition diffère dans la racine primaire et dans les radicelles. Nous n'avons jamais rencontré chez ces dernières (*Euphorbia Lathyris*, *Peplus*, etc.), de tubes corticaux, alors que la racine primaire en possède un grand nombre. De plus, les tubes centraux qui existent dans ces radicelles sont en nombre égal à celui des faisceaux libériens et accolés au milieu de leur face externe.

En étudiant des plantes qui produisent des formations secondaires, nous avons pu constater que les tubes laticifères, qui sillonnent ces formations, dérivent des rameaux les plus voisins des assises génératrices. Ces rameaux appartiennent à l'appareil laticifère primitif, de telle sorte que dans aucun cas, nous n'avons observé l'apparition de nouvelles cellules laticifères, en dehors des premiers stades du développement embryonnaire.

7° Nous avons consacré un chapitre spécial à l'examen critique du rôle attribué à l'appareil laticifère continu dans la classification. Nous nous sommes étendus sur ce point pour montrer que si la classification basée sur les caractères tirés de cet appareil avait dû être modifiée par l'auteur lui-même, ce résultat était dû à une connaissance incomplète de ces caractères. Nous avons indiqué que les caractères embryogéniques fournis par l'appareil laticifère confirment au contraire les subdivisions fondées sur les caractères morphologiques, en même temps qu'ils peuvent apporter plus de précision, dans l'appréciation des degrés d'affinité que présentent entre eux certains genres.

Nous estimons qu'on ne saurait grouper les Cannabinées avec les Morées et les Artocarpées en attribuant au groupe entier des laticifères semblables. Car nous n'avons pu trouver (*Cannabis sativa*) aucune trace d'appareil laticifère embryonnaire.

8° Enfin, il nous a paru intéressant de discuter les théories présentées au sujet de la véritable nature morphologique des tubes laticifères. Guidé par des raisons théoriques, nous avons opposé à l'hypothèse soutenue par MM. F. Pax et H. Scott, après de Bary, une hypothèse contraire, d'après laquelle le tube laticifère continu représenterait l'état originel. A ces considérations purement théoriques, nous avons ajouté des faits positifs, en montrant que certaines plantes (*Aleurites triloba*, etc.) offrent d'abord dans leur embryon un appareil laticifère continu, et acquièrent plus tard, dans le développement postembryonnaire, un appareil laticifère articulé.

Ces faits prouvent en outre que l'appareil continu et l'appareil laticifère articulé, ces deux formes typiques du tissu laticifère, ne s'excluent pas l'une l'autre dans la même plante, ainsi qu'on l'admettait jusqu'à présent.

Toutefois, en présence des caractères si remarquables : précocité, durée, taille, de ces tubes continus, nous avons cru devoir les distinguer comme éléments anatomiques et les séparer des autres éléments du tissu laticifère en les faisant suivre d'un qualificatif spécial. Nous avons en conséquence établi une classification de tous les éléments du tissu laticifère, dans laquelle ils sont désignés sous le nom de *Tubes continus primitifs*.

IX. — CONCLUSIONS (1)

L'appareil laticifère *continu primitif* est formé par des cellules spéciales (*initiales*), qui sont dans l'embryon les premiers éléments différenciés.

Ces cellules initiales, rarement au nombre de quatre, parfois au nombre de huit, souvent plus nombreuses, présentent un nombre constant pour chaque espèce.

Elles apparaissent toujours dans le même plan transversal (plan nodal), et se forment, dans la plupart des cas, exclusivement aux dépens de l'assise péricyclique.

Ces initiales s'allongent en tubes, et se ramifient beaucoup, constituant dans l'embryon un système complexe *susceptible d'une régularité souvent très grande.*

Ce système s'accroît plus tard, pour fournir le tissu laticifère de la plantule, puis celui de la plante adulte.

Dans les cas où la plante acquiert des formations secondaires, ces formations sont parcourues par des tubes laticifères issus des branches voisines des assises génératrices, et appartenant au système laticifère primitif. On ne constate jamais

(1) Les résultats acquis par le présent travail sont indiqués en italique.

l'apparition de nouvelles initiales, après les premiers stades du développement embryonnaire.

Ces tubes ne présentent ni anastomoses, ni cloisons transversales.

Leurs rameaux chez certaines espèces peuvent se répandre dans la moelle aussi bien que dans l'écorce.

Leurs terminaisons ne sont pas localisées dans un tissu spécial; on les trouve dans les feuilles comme dans les cotylédons, soit au milieu du parenchyme, soit au-dessous des cellules palissadiques, soit même plus fréquemment au contact de l'épiderme.

Dans certaines plantes, ces tubes continus peuvent précéder l'apparition des tubes articulés.

Enfin, ils ne se rencontrent que dans les familles suivantes : Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées et Asclépiadées, *où ils peuvent servir à caractériser certaines tribus.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1679. Malpighi. — *Anatome plantarum*, p. 16-17.
1687. — — *Opera omnia*, p. 19.
1682. Grew. — *The anatomy of plants with an idea of a philosophical history of plants*, London.
1717. Mariotte. — *Œuvres, etc.*, Leide, p. 132.
1737. Wolff. — *Vernünftige Gedanken*, Leipzig, p. 639.
1770. J. Hill. — *The vegetable system or the internal structure and the life of plants.*
1779. J.-D. Moldenhawer. — *De vasis plantarum dissertatio.*
1798. Rafn. — *Entwurf einer Pflanzenphбsiologie auf die neuern Theorien der Physik und Chemie geqrunden.*
1802. Sprengel. — *Anleitung zur Kentniss der Gewächse in Briesen.*
1805. Bernhardi. — *Beobachtungen über Pflanzen-Gefässe und eine neue Art derselben.*
1806. Hedwig. — *Genera plantarum.*
1806. Treviranus. — *Von invendigen Bau der Gewächse und von der Saftbewegung in denselben*, Göttingen.
1807. Link. — *Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.*
1807. Wahlenberg. — *De Sedibus materiarum immediatarum in plantis tractatus*, Upsaliæ.
1808. Mirbel. — *Défense de sa théorie.*
1809. — — *De l'organisation végétale.*
1811. Treviranus. — *Beiträge zur Physiologie.*
1812. J.-P. Moldenhawer. — *Beiträge zur Anatomie der Pflanzen.*
1815. Mirbel. — *Éléments de physiologie végétale et de botanique.*
1823. Schultz. — *Ueber den Kreislauf des Saftes im Schöllkraut.*
1824. Link. — *Elém. phylosoph. bot.*
1830. Meyen. — *Phytotomie.*
1831. Savi Pierre. — Nuovo Giornale dei Litterati di Pisa, n° 58.
1835. Treviranus. — *Physiologie der Gewächse.*
1837. Meyen. — *Die Secretionsorgane der Pflanzen.*
1838. Schultz. — *Nouvelles observations sur la circulation dans les plantes.* (Compt. rend. ac. des sc., t. VII, p. 580.)
1838. Meyen. — *Neues system der Pflanzenphysiologie*, t. II.
1839. Schultz. — *Mémoire sur la circulation et sur les vaisseaux laticifères dans les plantes.*
1839. Link. — *Grundlehren der Krautterkunde*, Berlin.
1840. Unger. — Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte, t. II.
1840. Mirbel. — *Cours complet d'agriculture*, t. VII.

1841. SCHULTZ. — *Ueber die Cyclose des Lebenssaftes.* (Nova acta acad. natura Curiosorum et Mem. des Sav. Étrangers. Ac. des sc., t. VII.)
1843. DE TRISTAN. — *Études du latex et des vaisseaux laticifères.* (Compt. rend., t. XVII, p. 1299.)
1843. ENDLICHER et UNGER. — *Grundzüge der Botanik*, Wien.
1843. H. MOHL. — Bot. Zeit., p, 553.
1844. DE TRISTAN. — Ann. sc. nat., 3e série, t. I.
1845. SCHLEIDEN. — Mém. savants étrang. de l'ac. imp. de Saint-Pétersbourg, t. IV, p. 363.
1846. UNGER. — *Grundzüge der Anatomie und Physiologie.*
1846. ANONYME. — Bot. Zeit., p. 853.
1849. SCHLEIDEN. — Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik, 2 Aufl., t. I.
1851. SCHACHT. — Bot. Zeit., p. 513.
1852. — — *Die Pflanzenzelle.*
1855. UNGER. — *Anatomie und Physiologie.*
1856. SCHACHT. — Abhandlungen der Königl. Akad. der Wissenschafte zu Berlin.
1857. TRÉCUL. — Compt. rend. Ac. des sc., t. XLV, p. 402.
1857. SCHACHT. — *Les laticifères du Carica papaya.* (Ann. sc. nat., 4e série, t. VIII) (traduction).
1857. KARSTEN. — Monatsberichte der Königl. Preuss Akad. der Wissenschaften zu Berlin. Gesammelte Beiträge.
1860. PITRA. — *Ueber das Verhaltniss der Milchsaftgefässe zu den Bastzellen.* (Bull. de la soc. imp. de Moscou, t. XXXIII.)
1860. TRÉCUL. — Compt. rend. ac. des sc. *Rapport des laticifères avec le système fibro-vasculaire*, t. LI, p. 871.
1862. KARSTEN. — Ann de Poggend, p. 516.
1862. TRÉCUL. — L'Institut, p. 266. *Des vaisseaux propres en général*, etc.
1862. HARTIG. — *Ueber die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen* (Bot. Zeit., p. 97).
1862. WEISS et WIESNER. — Bot. Zeit., p. 125.
1863. A. VOGL. — *Anatomie und histologie du Convolvulus arvensis.* (Verh. der Zool. Bot. ges. in Wien, t. XIII.)
1864. HANSTEIN. — *Die Milchsaftgefässe*, etc.
1865. DIPPEL. — *Entstehung der Milchsaftgefässe und deren Stellung in den Gefässbundelsystem der milchenden Gewächse*, Rotterdam.
1865. TRÉCUL. — Compt. rend., t. LX, p. 522.
1866. — — *Ouvertures entre les laticifères et les fibres ligneuses ou les vaisseaux* (Compt. rend., t. LX, p. 78). Voir pour les différents mémoires, Adansonia, Baillon, t. VII.
1866. VOGL. — *Beiträge zur Kenntniss der Milchsaftorgane der Pflanzen.* (Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik.)
1872. DAVID. — *Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen*, Breslau.
1874. SCHMITZ. — Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Halle.
1875. SCHMITZ. — Bot. Zeit., col. 687.
1877. DE BARY. — *Vergleich. Anatomie.*
1878. SCHMALHAUSEN. — *Beiträge zur Kentniss der Milchsaftbehälter der Pflanzen.* (Mém. de l'acad. de Saint-Pétersbourg, 7e série, vol. XXIV, no 2.)

1882. SCHULLERUS. — *Die Physiologische Bedeutung der Milchsaftes von* E. Lathyris. (Verhandl. des Bot. Vereins für die Provinz Brandenburg, t. XXIV.)
1882. H. SCOTT. — *Zur Entwichelungsgeschichte der gegliederten Milchröhren.* (Arbeit. des Botanisch. Inst. in Wurzburg, 2e vol.)
1883. HABERLANDT. — *Zur Physiologischen Anatomie der Milchröhren* (Sitzungsb. der kaiserlich. Akad. der Wissensch.)
1884. SCOTT. — *Of the laticiferous tissue of Manihot Glaziovii.* (Quaterly Journal of Microscopical Science.)
1884. F. PAX. — *Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum system derselben.* (Engler, Bot. Jahrbüch., t. V.)
1885. SCHIMPER. — *Ueber Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Laubblättern.* (Bot. Zeit., col. 769.)
1885. PIROTTA et MARCATILI. — *Sui rapporti tra i vasa laticiferi ed il sistema assimilatore nulle pianto* (Annuario d. R. Instit. Bot. di Roma, Anno II, fasc. I.)
1885. SCHWENDENER. — *Einige Beobactungen an Milchgefässe.* (Sitz. der Berliner Akad.)
1886. HABERLANDT. — *Physiologische Pflanzenanatomie et Ueber das Assimilalationssystem.* (Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch., t. IV.)
1886. PIROTTA et MARCATILI. — *Ancora sui rapporti,* etc. (Annuario d. R. Inst. Bot. di Roma, Anno III, fasc. 2.)
1886. SCOTT. — *On the occurence of articulated laticiferous vessels in Hevea.* (Journal of the Linn. Soc., t. XXI.)
1887. MARCATILI. — *I vasi laticiferi ed il sistema assimilatore.* (Ann. d. R. Inst. Bot. di Roma, Anno III, fasc. 1.)
1889. GROOM. — *On the function of laticiferous tubes.* (Annals of Botany, vol. III, n° 10, p. 157.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Euphorbia exigua.

Fig. 1. — *Coupe longitudinale d'un embryon encore très jeune.* — La troisième assise corticale *c* commence à se former. Gross. 250.

Fig. 2. — *Coupe transversale d'un embryon un peu plus âgé.* — La coupe est faite suivant la ligne AB (trace du plan nodal) de la fig. 4; *a,b,c,d,e,f, g, h*, cellules initiales de l'appareil laticifère. Les initiales *a, b, c, d*, ont déjà une taille supérieure à celle des cellules voisines; *e'*, échancrure cotylédonaire. Gross. 250.

Fig. 3. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon à un stade plus avancé que le précédent.* — Les initiales (teintées de gris) sont bien distinctes par leur taille, l'initiale *i* présente déjà un prolongement *p* bien marqué. Gross. 300.

Fig. 4. — *Coupe longitudinale* montrant la situation des initiales *i,i'* à leur début. — *l*, ligne de séparation entre l'écorce *e*, et le cylindre central *c*; *s*, saillie cotylédonaire; *e*, échancrure cotylédonaire. Gross. 260.

Fig. 5. — *Coupe longitudinale perpendiculaire au plan cotylédonaire faite dans un embryon plus âgé.* — *i, i*, initiales; *p, p* prolongements cotylédonaires; *p', p'*, prolongements centraux; *n*, section d'un prolongement nodal; *l*, ligne de séparation entre l'écorce et le cylindre central; C, cotylédon; *s*, suspenseur. Gross. 260.

Fig. 6. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon arrivé à un stade un peu plus avancé que les précédents.* — *i*, initiale dont le renflement primitif *f* a produit de part et d'autre le prolongement nodal *p*. Gross. 240.

Fig. 7. — *Même coupe que fig. 6, à un stade plus avancé encore.* — *i*, renflement primitif, *p'* rameaux produits par les prolongements nodaux *p*. Gross. 210.

Fig. 8. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon complètement développé.* — 1,2,3,4,5,6,7,8, renflements primitifs; 1',1'',1''', $1^1,1^2,1^3$, prolongements nodaux issus du renflement primitif 1; 2',2'',2''', prolongements nodaux issus de 2; 3',3'',3''', $3^1,3^2,3^3$, prolongements nodaux issus de 3; 4',4'',4''', $4^1,4^2$; prolongements nodaux issus de 4; 5',5'',5''', $5^1,5^2$, prolongements nodaux issus de 5; 6',6'',6''', $6^1,6^2$, prolongements nodaux issus de 6; 7',7'',7''', $7^1,7^2,7^3$, prolongements nodaux de 7; 8',8'',8''', $8^1,8^2$, prolongements de 8; G, prolongement interne ou gemmulaire; *c*, base des cotylédons. Gross. 250.

Fig. 9. — *Coupe transversale passant au-dessous de la base d'insertion de la*

coiffe, dans un embryon complètement développé. — T, tube central ; *t*, tube cortical ; *c*, assise de la coiffe ; *e*, épiderme ; *d*, endoderme. Gross. 250.

PLANCHE II

Euphorbia exigua.

Fig. 1. — *Coupe longitudinale non axile d'un embryon complètement développé.* — Cette coupe est perpendiculaire au plan cotylédonaire. *c*, cotylédon ; *v*, cône végétatif ; R,R', renflements primitifs ; T, tube central ; *t*, tube cortical ; I, inflexion du tube cortical ; *c*, tube cotylédonaire central ; *p*, tube cotylédonaire externe ; *b*,*b*', *b*'',*b*''', rameaux issus du tube cotylédonaire central *c* ; *s*, section d'un rameau laticifère ; *g*, section d'un prolongement interne ou gemmulaire ; *a*, cylindre central ; *e*, écorce ; *i*, base d'insertion de la coiffe ; *f*, coiffe ; *n*, prolongement nodal ; *p*', section d'un prolongement nodal. Gross. 190.

Fig. 2. — *Coupe transversale d'un embryon entièrement développé faite suivant la ligne* AB (fig. 1). — *t*, tube cortical ; T, tube central ; *e*, endoderme. Gross. 260.

Fig. 3. — *Coupe du même embryon faite suivant* A'B' (fig. 1). — *t*, tube cortical ; T, tube central ; *e*, endoderme. Gross. 260.

Fig. 4. — *Coupe transversale faite dans la région moyenne du cotylédon d'un embryon complètement formé.* — *c*',*c*, tubes cotylédonaires ; *b*,*b*' branches issues du tube cotylédonaire *c* ; b_1 rameau émis par la branche *b* ; *s*, *s*, section des rameaux cotylédonaires. Gross. 250.

Euphorbia Peplus.

Fig. 5. — *Coupe longitudinale d'un embryon très jeune.* — La troisième assise corticale *c* est en train de se former ; *s*, suspenseur. Gross. 215.

Fig. 6. — *Coupe passant par le plan nodal montrant les* 8 *initiales* (*i*) *peu après leur apparition.* — *e*, écorce formée de trois assises. Gross. 360.

Fig. 7. — *Stade plus avancé que le précédent.* — *i*, initiale ; *e*, écorce. Gross. 360.

Fig. 8. — *Même coupe à un stade un peu plus avancé que le précédent.* — *i*, initiale ; *p*, prolongement nodal. Gross. 360.

Fig. 9. — *Même coupe à un stade encore plus avancé.* — *r*, renflement primitif ; *p*, prolongement nodal. Gross. 260.

Fig. 10. — *Coupe longitudinale non axile d'un embryon dont le développement correspond à un stade intermédiaire à ceux représentés par les* fig. 7 et 8. — *c*, cotylédon ; *l*, ligne de séparation entre le cylindre central et l'écorce ; *i*, initiale ; *r*, renflement primitif ; *c*, prolongement cotylédonaire. Gross. 210.

PLANCHE III

Euphorbia Peplus.

Fig. 1. — *Coupe longitudinale non axile menée perpendiculairement au plan cotylédonaire.* — *i*,*i*,*i*', initiales ; *c*, prolongement cotylédonaire. On voit à gauche 2 initiales bien distinctes ; *l*, ligne séparant le cylindre central de l'écorce. Gross. 220.

Fig. 2. — *Coupe longitudinale non axile d'un embryon un peu plus âgé que le précédent, menée parallèlement au plan cotylédonaire.* — *i*',*i*, initiale ; *l*, ligne de séparation de l'écorce et du cylindre central ; *c*, cotylédon. Gross. 220.

Fig. 3. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon complètement formé.* — I, renflement primitif; *p*, prolongement nodal avec ses rameaux (*t*) qui donnent les tubes corticaux dont on voit des sections en *s*. — Gross. 220.

Fig. 4. — *Coupe transversale d'un embryon entièrement développé, passant au-dessous de l'inflexion des tubes corticaux et immédiatement au-dessus de la base d'insertion de la coiffe.* — *t*, tube cortical; T, tube central; *e*, épiderme; *d*, endoderme. Gross. 140.

Fig. 5. — *Coupe transversale faite dans la région moyenne du cotylédon d'un embryon ayant achevé sa croissance.* — *c*, tube cotylédonaire fasciculaire; *c'*, tube cotylédonaire se tenant au milieu du parenchyme. On voit sous l'épiderme les sections des rameaux cotylédonaires qui sont très petites (*s*), près de leur extrémité. Gross. 250.

Euphorbia Engelmanni.

Fig. 6. — *Coupe transversale faite dans un embryon après les premiers cloisonnements.* — *l*, ligne plus accusée indiquant la direction des premiers cloisonnements de l'œuf. Gross. 260.

Fig. 7. — *Coupe passant par le plan nodal.* — *i*, initiale bien différenciée; *i'*, autre initiale moins différenciée. Les autres initiales ne peuvent encore être reconnues. Gross. 260.

Fig. 8. — *Cette coupe représente le même plan à un stade ultérieur.* — *a*, *b*, *c*, *d*, initiales. Gross. 240.

Fig. 9. — *Même coupe à un stade plus avancé que le précédent.* — *a*, *b*, *c*, *d*, initiales; *p*, prolongement nodal. Gross. 230.

Fig. 10. — *Coupe passant encore par le plan nodal, représentant un état plus avancé que le précédent.* — Les initiales *i* et leurs prolongements nodaux *p* forment une sorte d'anneau. Gross. 230.

Fig. 11. — *Coupe longitudinale perpendiculaire au plan cotylédonaire, dans un embryon très jeune.* — *i*, initiale; *s*, saillie cotylédonaire; *s'* suspenseur. Gross. 210.

Fig. 12. — *Coupe longitudinale perpendiculaire au plan cotylédonaire représentant un stade intermédiaire à ceux que donnent les fig. 9 et 10.* — *i*, initiale et son prolongement cotylédonaire *p*. Gross. 260.

PLANCHE IV

Fig. 1. — *Coupe transversale faite dans la portion hypocotylée de la tigelle d'un embryon entièrement formé.* — *t*, tube cortical; T tube central; *e* épiderme. Gross. 220.

Fig. 2. — *Coupe transversale faite très près du sommet d'un embryon complètement développé.* — *t*, tube cortical; T, tube central; *c*, coiffe; *e*, assise pilifère. Gross. 210.

Euphorbia heterophylla.

Fig. 3. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon complètement développé.* — F, faisceau médian, F', faisceau latéral; C, base du cotylédon; *r*, renflement primitif; *p*, *p'* prolongement nodal. Gross. 180.

Fig. 4. — *Coupe transversale passant par le milieu de la tigelle d'un embryon âgé.* — *t*, tube cortical; T, tube central. Gross. 160.

Euphorbia falcata.

Fig. 5. — *Coupe longitudinale perpendiculaire au plan cotylédonaire.* — *i*,

initiale encore très jeune: *s*, saillie cotylédonaire; *s'*, suspenseur. Gross. 240.

Fig. 6. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon à un stade peu avancé.* — *i*, initiale; *e*, écorce formée de trois assises. Gross. 240.

Fig. 7. — *Même coupe chez un embryon plus âgé.* — *i*, initiale avec renflement primitif; *p*, prolongement nodal. Gross. 220.

Fig. 8. — *Coupe longitudinale d'un embryon encore peu âgé.* — C, cotylédon; *c*, prolongement cotylédonaire; *t*, tube cortical; T, tube central. Gross. 250.

PLANCHE V

Fig. 1. — *Coupe transversale passant par le milieu de la tigelle d'un embryon âgé.* — *e*, épiderme; *t*, *t'*, *t''*, tube cortical; T, tube central. Gross. 225.

Euphorbia helioscopia.

Fig. 2. — *Coupe passant par le plan nodal* montrant les initiales *i* qui forment à l'origine un cercle complet. — Gross. 250.

Fig. 3. — *Même coupe chez un embryon beaucoup plus âgé.* — C, base du cotylédon; *r*, renflement primitif; *p*, prolongement nodal se rendant sous l'épiderme où il forme un tube cortical; *c*, prolongement cotylédonaire; *e*, échancrure cotylédonaire. Gross. 140.

Fig. 4. — *Coupe longitudinale menée parallèlement au plan cotylédonaire, à travers l'écorce d'un embryon encore jeune.* — *r*, renflement primitif; *c*, prolongement cotylédonaire; *t*, tube cortical. Gross. 190.

Fig. 5. — *Coupe transversale menée par le milieu de la tigelle d'un embryon complètement formé.* — *t*, *t'*, *t''*, tube cortical; T, tube central. Gross. 190.

Euphorbia Lathyris.

Fig. 6. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon assez jeune* montrant les initiales; *i*, *i*, disposées en un cercle complet. — Gross. 190.

Fig. 7. — *Même coupe représentant un état plus avancé.* — Les initiales paraissent disposées sur deux rangs, en certains points *p*, et le cercle qu'elles formaient primitivement est interrompu en face des échancrures cotylédonaires, *e*. Gross. 200.

PLANCHE VI

Fig. 1. — *Coupe transversale passant par la région moyenne du cotylédon d'un embryon complètement formé.* — On voit que les nombreuses sections *c*, des tubes laticifères se trouvent souvent au contact de l'épiderme; *c'*, rameau surpris par la coupe dans une portion de sa longueur. Gross. 150.

Fig. 2. — *Coupe transversale passant un peu au-dessus du plan nodal.* — *r*, renflement primitif: *g*, prolongement gemmulaire; *c*, section de rameau se rendant dans les cotylédons. Gross. 150.

Euphorbia myrsinites.

Fig. 3. — *Coupe transversale d'un embryon avant la différenciation de l'appareil laticifère.* — Gross. 190.

Fig. 4. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon encore jeune.* — les initiales *i* forment un cercle interrompu en face des échancrures cotylédonaires *e*. Gross. 190.

Fig. 5. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon dont le développement est à peu près complet.* — *r*, initiale en son renflement primitif; *p*, prolongement nodal; *e*, échanchrure cotylédonaire. — Gross. 240.

Euphorbia spongiosa.

Fig. 6. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon assez âgé.* — *i*, initiale; *e*, échancrure cotylédonaire. Gross. 240.

Euphorbia portlandica.

Fig. 7. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon arrivé à un stade peu avancé.* — *i*, initiale; *e*, échancrure cotylédonaire peu marquée. Gross. 190.

PLANCHE VII

Asclepias Cornuti.

Fig. 1. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon plus âgé.* — *i*, initiale; *e*, échancrure cotylédonaire. Gross. 220.
Fig. 2. — *Coupe longitudinale non axile, dans un embryon ayant atteint un stade un peu plus avancé que celui représenté (fig. 1).* — i, initiale; *T*, prolongement inférieur ou tube central; C, cotylédon; s, suspenseur. Gross. 200.
Fig. 3. — *Coupe longitudinale non rigoureusement axile, perpendiculaire au plan cotylédonaire, dans un embryon plus âgé que celui de la figure 2, mais encore loin d'avoir atteint son complet développement.* — *T*, tube central; c, tube cotylédonaire; *T'*, extrémité du tube central montrant son aspect sinueux dans cette région; C, cotylédon; *s*, suspenseur; *f*, faisceau cotylédonaire. Gross. 200.
Fig. 4. — *Coupe transversale passant par la région médiane de la tigelle d'un embryon à un stade plus avancé que les précédents.* — T, tube central; *e*, espace correspondant à l'échancrure cotylédonaire. Gross. 220.

Vincetoxicum officinale.

Fig. 5. — *Coupe longitudinale d'un embryon avant la différenciation des initiales.* — s, suspenseur. Gross. 240.
Fig. 6. — *Coupe longitudinale non axile dans un embryon un peu plus âgé que le précédent (fig. 1), mais encore très jeune.* — *i*, *i*, initiale; *p*, prolongement inférieur ou tube central; C, saillie cotylédonaire; *s*, suspenseur. Gross. 220.

Dæmia extensa.

Fig. 7. — *Coupe transversale passant par la région médiane de la tigelle d'un embryon complètement développé.* — *T*, tube central; *t*, tube cortical. Gross. 215.

Broussonetia papyrifera.

Fig. 8. — *Coupe passant par le plan nodal d'un embryon chez lequel les cellules initiales ne sont pas encore différenciées.* Gross. 240.

Fig. 9. — *Même coupe dans un embryon plus âgé.* — *i*, initiale; *e*, échancrure cotylédonaire. Gross. 200.

PLANCHE VIII

Fig. 1. — *Coupe transversale passant par la région moyenne de la tigelle.* — *t*, tube cortical; *T*, tube central; *e*, épiderme. Gross. 200.

Morus alba.

Fig. 2. — *Coupe transversale passant par la région moyenne de la tigelle.* — *t*, tube cortical; *T*, tube central; *e*, épiderme. Gross. 190.

Euphorbia Lathyris.

Fig. 3. — *Coupe transversale passant par le sommet d'une racine primaire* qui a atteint un décimètre de longueur et porte sur ses flancs plusieurs racines secondaires outre les quatre racines latérales insérées au collet. – *c*, coiffe; *a*, assise pilifère; *t*, tube cortical; *T*, tube central; *d*, endoderme. Gross. 120.

Fig. 4. — *Même coupe faite dans la même région d'une racine secondaire.* — *c*, coiffe; *a*, assise pilifère; *T*, tube central; *d*, endoderme. Gross. 120.

Euphorbia Peplus.

Fig. 5. — *Coupe transversale passant très près du sommet d'une racine primaire* ayant atteint 7 centimètres de longueur et portant plusieurs racines secondaires. — *c*, coiffe; *a*, assise pilifère; *t*, tube cortical; *T*, tube central; *d*, endoderme. Gross. 200.

Fig. 6. — *Même coupe passant moins près du sommet d'une racine secondaire.* — *c*, coiffe; *a*, assise pilifère; *T*, tube central; *d*, endoderme. Gross. 140.

Fig. 7. — *Coupe longitudinale passant par le sommet d'une tige ayant 3 centimètres de longueur.* — *s*, sommet de cône végétatif; *C*, base d'insertion des cotylédons; *f*, base des premières feuilles effleurée par la coupe; *t*, tube cortical; *T*, tube central; *p*, prolongement nodal; *r*, renflement primitif; *c*, prolongement ou tube cotylédonaire central; *c'*, tube cotylédonaire sous-épidermique; *g*, prolongement ou tube gemmulaire qui se prolonge jusqu'au sommet du cône émettant des branches qui se rendent dans les feuilles; *s*, section d'un rameau nodal. Gross. 180.

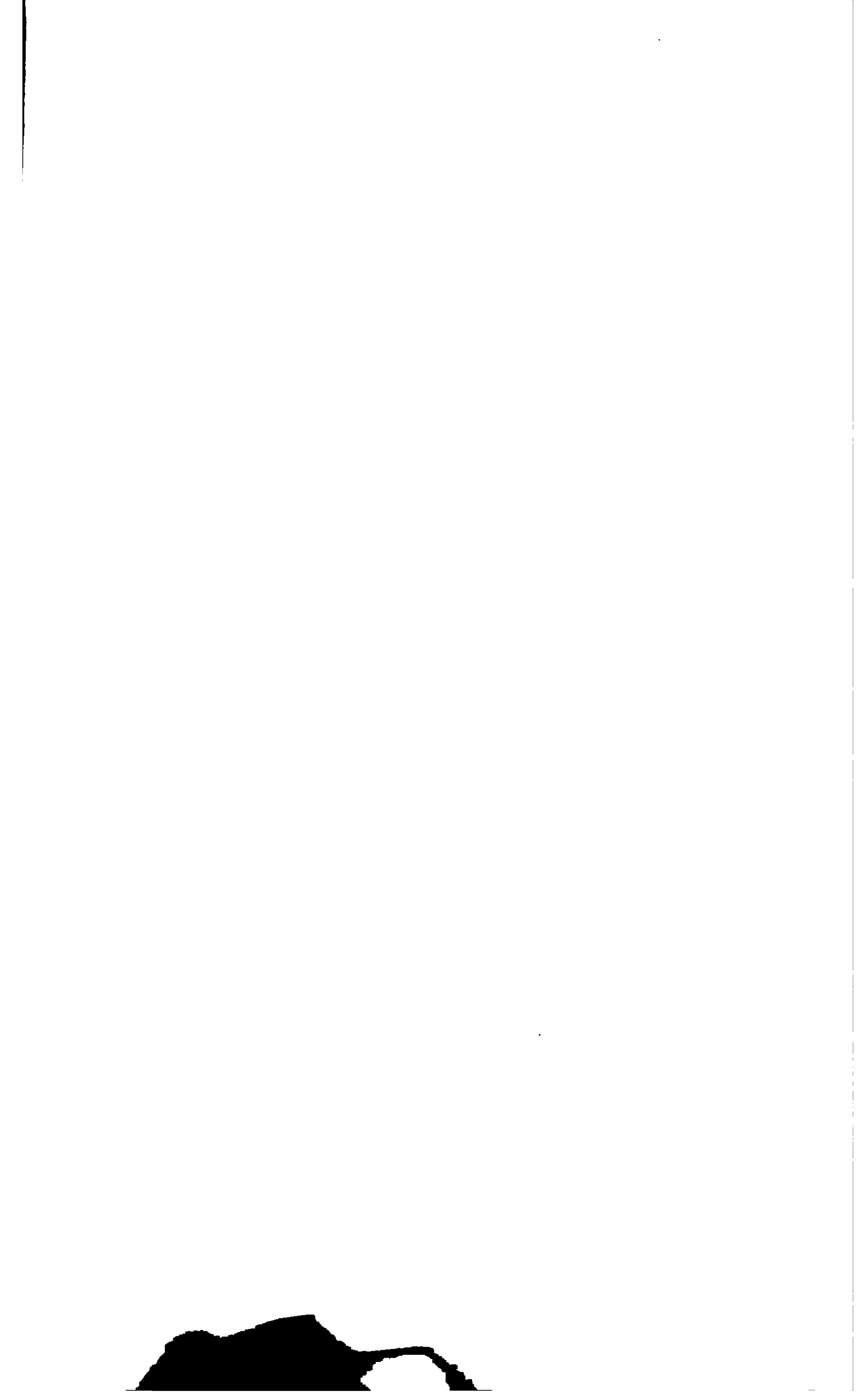
Fig. 8. — *Coupe transversale passant au milieu du premier entre-nœud de la tige* quand celui-ci a atteint une longueur de quatre millimètres. — *t*, tube cortical; *T*, tube central; *e*, épiderme. Gross. 120.

Fig. 9. — *Coupe transversale passant par la tigelle avant la germination.* — *t*, tube cortical; *T*, tube central; *e*, épiderme. Gr. 200.

Vincetoxicum officinale.

Fig. 10. — *Coupe transversale passant par le sommet d'une racine primaire* présentant sur ses flancs plusieurs radicelles. — *c*, coiffe; *a*, assise pilifère; *t*, tube cortical; *T*, tube central; *d*, endoderme. Gross. 180.

Fig. 11. — *Même coupe faite au sommet d'une radicelle.* — *c*, coiffe; *a*, assise pilifère; *d*, endoderme; *T*, tube central. Gross. 200.



NOUVELLES ÉTUDES

SUR

LA FÉCONDATION

COMPARAISON DES PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES

OBSERVÉS

CHEZ LES PLANTES ET CHEZ LES ANIMAUX

Par M. Léon GUIGNARD.

INTRODUCTION

Depuis les recherches dont les résultats ont été communiqués au Congrès botanique de 1889 (1), j'ai poursuivi l'étude des phénomènes morphologiques de la fécondation, dans l'espoir de parvenir à élucider certaines questions restées jusque-là sans réponse.

Parmi ces dernières, l'une des plus importantes concerne la structure des noyaux des cellules sexuelles.

Après avoir reconnu d'abord que, dans l'acte de la fécondation végétale ou animale, ces éléments jouent un rôle essentiel, on avait constaté ensuite que, pour une espèce donnée, leur constitution diffère de celle des noyaux purement végétatifs. Il était donc nécessaire de rechercher de quelle façon ils se différencient pour acquérir les caractères de la sexualité.

(1) L. Guignard, *Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation* (Actes du Congrès botanique de 1889).

La question méritait d'autant plus d'être soigneusement examinée chez les plantes que les faits observés par divers zoologistes, au cours de la spermatogenèse et de l'ovogenèse, étaient encore douteux ou controversés. Or, en raison du parallélisme constant qu'on rencontre dans les manifestations intimes de la vie cellulaire chez les êtres vivants, la connaissance du mode de développement des éléments sexuels des plantes ne pouvait manquer de concourir à élucider les phénomènes de même nature qui se passent chez les animaux. D'ailleurs, aucune indication précise n'avait été fournie à cet égard pour les végétaux.

Au cours de mes nouvelles observations, j'ai été amené à constater la présence générale, dans les cellules végétales sexuelles et somatiques (1), de corps importants, déjà remarqués dans diverses cellules animales sous les noms de *sphères attractives*, *centres d'attraction*, etc., dont l'existence chez les plantes avait jusque-là échappé à l'observation. De plus, en recherchant la destinée de ces corps dans les organes reproducteurs au moment où ces derniers entrent en jeu, j'ai reconnu qu'ils interviennent dans l'acte de la fécondation. Ce fait conduit nécessairement à une interprétation du phénomène toute différente de celle qu'on avait admise jusque-là.

Les travaux les plus récents laissaient croire, en effet, que l'essence de la fécondation réside exclusivement dans l'union de deux noyaux d'origine sexuelle différente, le protoplasme ne remplissant qu'un rôle tout à fait accessoire : opinion qui semblait d'autant plus rationnelle au premier abord que, si l'on compare, même chez les Thallophytes, telles que les Algues, la structure des gamètes mâles dans les divers groupes, on remarque une réduction progressive très manifeste du protoplasme par rapport au noyau. Cette réduction atteint son plus haut degré chez les Cryptogames

(1) L. Guignard, *Sur l'existence des « sphères attractives » dans les cellules végétales* (Compt. rend. Acad. des Sc., 9 mars 1891).

archégoniées, dont l'anthérozoïde semble presque exclusivement formé, à part les cils dont il est pourvu, par le noyau de sa cellule mère. De même, chez les Phanérogames, il paraissait établi que le noyau mâle seul pénètre dans l'oosphère pour opérer la fécondation, à l'exclusion du protoplasme qui l'accompagne.

Tout autre doit être aujourd'hui la façon d'envisager le phénomène. Les résultats consignés dans ce nouveau Mémoire me semblent d'autant plus fondés qu'ils concordent, sur les points essentiels, avec ceux que des observations toutes récentes viennent de nous faire connaître pour les animaux.

La comparaison des faits observés chez les animaux et les plantes présente donc un haut intérêt, et les divergences mêmes qui peuvent encore exister sur quelques points sont susceptibles de mettre sur la voie des phénomènes réels, qui ne doivent pas offrir de différence fondamentale entre les deux règnes.

Par suite, j'étudierai d'abord chez les plantes le développement des éléments reproducteurs mâle et femelle, à partir du plus jeune âge jusqu'à l'état adulte, afin d'en faire connaître le mode de différenciation et la structure définitive. Je montrerai ensuite quels sont les éléments essentiellement actifs dans l'acte de la fécondation et la façon dont ils s'unissent pour former la première cellule embryonnaire.

Les phénomènes observés dans un exemple donné se retrouvant essentiellement les mêmes dans les autres cas, je décrirai avant tout ce qui se passe chez le *Lilium Martagon*, auquel je m'étais déjà adressé de préférence dans mes recherches antérieures, en raison de la facilité relative de son étude et de l'intérêt spécial qu'il présente pour la comparaison avec les animaux. Cet exposé, dans lequel les faits décrits dans mon premier Mémoire devront nécessairement être rappelés, sera suivi d'un aperçu des résultats auxquels ont conduit les observations multiples dont la spermatogenèse et l'ovogenèse, ainsi que la copulation

des éléments sexuels, ont été l'objet dans ces derniers temps de la part des zoologistes. C'est alors seulement qu'il sera possible d'énoncer des conclusions générales et d'apprécier les progrès réalisés dans l'étude des phénomènes qui se rattachent à la fécondation et à diverses questions de morphologie cellulaire.

REMARQUES SUR LES MÉTHODES D'OBSERVATION.

Les procédés techniques les plus en usage en histologie animale ne donnent pour la plupart, du moins lorsqu'il s'agit de la fixation des matériaux d'étude, que des résultats insuffisants avec les cellules végétales; chez ces dernières, en effet, la fixation du contenu cellulaire est rendue plus difficile par la présence des cloisons de cellulose. Après nombre d'essais comparatifs, j'ai reconnu que l'alcool absolu est encore, dans la majorité des cas, l'un des meilleurs agents fixateurs pour les recherches embryogéniques, soit qu'on l'emploie à l'état pur, soit qu'on l'additionne de 0,20 à 0,30 p. 100 de sublimé ou d'acide picrique. La solution aqueuse de sublimé à 1 p. 100, d'acide picrique saturée, et surtout celle d'acide chromique à 0,50 p. 100, peuvent donner aussi de bons résultats pour la recherche des sphères attractives.

En faisant agir les vapeurs d'acide osmique sur les cellules mêmes dont il faut étudier le contenu, on réussit également bien, quand on parvient à apprécier le laps de temps nécessaire et suffisant pour que la fixation soit complète; une action trop prolongée gêne les colorations. Il faut ensuite durcir les objets, d'abord avec le liquide de Flemming pendant quelques quarts d'heures, puis par l'alcool absolu. L'emploi du liquide de Flemming est peu favorable avec les tissus qu'on est obligé de fixer en masse, tels que les cellules polliniques et les ovules; il réussit mieux si, dans l'étude du contenu du sac embryonnaire, par exemple, on parvient à extraire ce dernier de l'ovule, après la fécondation, alors que la paroi du sac n'offre encore

que quelques noyaux d'albumen disséminés dans un mince revêtement protoplasmique.

Les méthodes de coloration capables de déceler les détails de structure et les changements morphologiques des noyaux sont suffisamment connues pour qu'il soit inutile de les rappeler. La technique applicable à l'étude du protoplasme végétal laisse beaucoup plus à désirer.

Les sphères attractives surtout ne m'ont pas semblé, jusqu'ici, pouvoir être mises à coup sûr en évidence par les matières colorantes employées dans ce but par les zoologistes. La méthode préconisée par Flemming dans son dernier travail (1), et qui ne semble d'ailleurs pas entièrement satisfaisante pour les cellules animales, ne m'a donné, avec les plantes, que des résultats très imparfaits. Pour colorer le protoplasme et les sphères, on peut traiter les matériaux fixés à l'aide de l'alcool absolu, d'abord par une solution de sulfate de zinc à 10 p. 100 ou d'alun d'ammoniaque, puis par l'hématoxyline. J'ai eu recours également à l'action successive de l'orseilline en solution aqueuse étendue et de l'éosine hématoxylique; le traitement consécutif par l'alcool absolu ne fait pas disparaître la coloration rouge ou rose de la substance protoplasmique, dans laquelle les sphères apparaissent avec une teinte plus foncée. C'est surtout le corpuscule central, ou centrosome, qui se colore dans la sphère; la zone transparente qui l'entoure fixe plus difficilement les matières colorantes, quelles qu'elles soient. On se ferait d'ailleurs illusion en croyant que ces éléments sont aussi faciles à mettre en évidence que dans les cellules animales; d'ailleurs, s'il en était ainsi, on ne s'expliquerait pas qu'ils aient échappé jusqu'ici à l'observation (2).

(1) *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle* (Arch. f. mik. Anat., t. XXXVII).

(2) En signalant, dans ma *Note à l'Académie des Sciences*, l'existence générale des sphères attractives chez les plantes, aussi bien dans les cellules somatiques que dans les cellules sexuelles, je me suis exprimé de la façon suivante au sujet de l'œuf animal : « Quant à leur origine dans l'œuf, les zoologistes n'ont pas encore pu la préciser. M. E. Van Beneden les voit

La difficulté de mettre les sphères directrices en évidence ne vient pas moins de leur peu d'attraction pour les matières colorantes que de l'action fâcheuse exercée sur elles par la plupart des agents fixateurs, qui les déforment en déterminant à leur intérieur un précipité plus ou moins granuleux. Une des raisons pour lesquelles elles ne sont souvent plus reconnaissables provient de la nécessité où l'on est ordinairement d'éclaircir les préparations dans l'essence de girofle et de les monter au baume. Pour éviter cet inconvénient, on peut se servir de la glycérine gélatinée, ou mieux d'une solution de chloral à 10 p. 100 additionnée de gélatine,

apparaître simultanément, sans savoir d'où elles proviennent; pour M. Boveri, il est probable que, chez l'*Ascaris*, c'est le spermatozoïde qui apporte dans l'œuf un centrosome qui se diviserait pour donner les deux sphères attractives : M. Vejdowski croit même avoir constaté le fait dans le *Rynchelmis* ».

Dans le travail qu'il vient de publier (Arch. f. mikr. Anat., t. XXXVII), M. Flemming croit devoir faire remarquer qu'il y a là évidemment une méprise de ma part, et il cite deux passages de M. E. Van Beneden ainsi conçus : « Nous sommes donc autorisés à penser que la sphère attractive avec son corpuscule constitue un organe permanent non seulement pour les premiers blastomères, mais pour toute cellule; qu'elle constitue un organe de la cellule au même titre que le noyau lui-même; que tout corpuscule central dérive d'un corpuscule antérieur; que toute sphère procède d'une sphère antérieure et que la division de la sphère précède celle du noyau cellulaire ». « Elles persistent..... à tous les moments de la vie cellulaire. » (Bull. Acad. roy. de Belg., t. XIV, 1887, p. 67 et 61.)

Quoi qu'en pense M. Flemming, je n'ignorais nullement que M. E. Van Beneden eût écrit ces lignes. Mais, en ce qui concerne l'œuf de l'*Ascaris*, ce dernier auteur dit lui-même, page 57 : « Les deux sphères apparaissent simultanément », et plus loin, page 59 : « Nous ne les avons pas observées au moment de la formation du second globule polaire. *Nous ne pouvons rien dire de certain quant à leur origine...* ».

C'est apparemment pour cette raison que M. Vejdowsky, après M. Boveri, a cru devoir porter spécialement son attention sur ce point (*Entwickelungsgeschichtliche Untersuch.*, Prague, 1888). En admettant même que ce zoologiste n'ait pas eu connaissance du travail de M. E. Van Beneden, on ne supposera certainement pas que M. Hermann Fol ait dit sans motif, dans son récent mémoire (*Le quadrille des centres*, etc. ; Arch. des Sc. phys. et nat. de Genève, 15 avril 1891), page 6 : « Une question importante reste encore à élucider : celle de l'origine première des premiers centres » ; et plus loin, page 7 : « E. Van Beneden, d'une part, et Boveri de l'autre, émettent la supposition que les premiers centres de l'œuf fécondé proviennent de l'œuf, selon le premier de ces auteurs, du zoosperme suivant le second. Il s'agit là de simples inférences et non de *choses vues*. »

Ces citations me dispensent, je crois, d'insister plus longuement.

laquelle a l'avantage d'éclaircir sensiblement les préparations; cependant, la plupart des couleurs qui se fixent sur le protoplasme et les sphères ont l'inconvénient de pâlir au bout d'un certain temps. En somme, c'est seulement par l'emploi comparatif de diverses réactions qu'on arrive à étudier les corps en question.

Il s'en faut de beaucoup, d'ailleurs, qu'on les aperçoive toujours facilement dans les cellules où l'on croit avoir le plus de chance de les voir. D'abord, elles peuvent être masquées par le noyau, qu'elles soient en arrière ou même en avant; ensuite, pendant la période de repos complet, elles semblent perdre en partie leur aptitude à la coloration, et, comme elles s'accolent fréquemment au noyau, la difficulté de les apercevoir devient encore plus grande.

On peut toutefois, dans certains cas, les mettre en évidence sans manipulations compliquées. Par exemple, si l'on traite les poils staminaux du *Tradescantia*, encore incomplètement développés, d'abord par les vapeurs d'acide osmique, puis par le liquide de Flemming et par l'alcool absolu, en colorant ensuite avec un mélange de fuchsine et de vert de méthyle, on arrive après quelques tâtonnements à trouver les sphères, surtout dans les cellules en voie de division active, telles que la cellule terminale. Par cette méthode, elles apparaissent en rose vif dans le protoplasme rose pâle; leur centrosome ou corpuscule central se montre plus coloré que la zone hyaline qui l'entoure.

Ce procédé m'a souvent réussi avec des tissus de nature très différente; l'essentiel est de trouver la proportion relative des deux matières colorantes qui convient pour chaque cas et qui varie suivant la nature de l'agent employé pour la fixation des matériaux d'étude. L'inconvénient consiste en ce que les préparations ainsi colorées ne peuvent être déshydratées par l'alcool, qui enlève surtout la fuchsine; il faut les examiner directement, après que la coloration est suffisante, mais pas trop intense, ou les placer dans la solution gélatinée de chloral.

§ 1. — DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DES NOYAUX SEXUELS CHEZ LES PLANTES.

1° ORGANE MALE.

A. — Formation des cellules mères du pollen.

En raison du rôle important que les noyaux remplissent dans le phénomène de la fécondation, il importe avant tout d'étudier leur structure intime dans les cellules sexuelles et de la comparer à celles des noyaux somatiques. Pour cela, nous recherchons d'abord comment les cellules mères séminales prennent naissance dans l'anthère jeune du *Lilium Martagon*.

Lorsque l'anthère s'est différenciée dans le bouton floral et commence à offrir, sur la section transversale, les proéminences qui correspondent aux futurs sacs polliniques (fig. 1), l'examen d'une de ces proéminences offre la structure suivante :

Les cellules sous-épidermiques, après s'être allongées dans le sens radial, se divisent d'abord par une cloison tangentielle, qui délimite les éléments qui formeront, sous l'épiderme, la paroi du sac pollinique et ceux qui donneront, à l'intérieur, les cellules mères du pollen. Dans le développement de ces dernières, il y a lieu de distinguer d'abord *les cellules mères primordiales*, puis *les cellules mères définitives* qui en proviennent et qui donneront chacune quatre grains de pollen.

Dans la figure 2, l'assise externe sous-épidermique *cp* est encore simple; mais déjà les cellules mères primordiales forment deux assises. Trois noyaux sont en division, l'un dans une cellule sous-épidermique *cmsé*, les deux autres dans les cellules mères primordiales *cmpr*. Souvent, le nombre des noyaux en division, dans une coupe transversale de sac

pollinique en voie de formation, est plus élevé que dans cette figure, et l'on y trouve tous les stades de la karyokinèse.

En les examinant à un grossissement suffisant, on constate que la plaque nucléaire, aussi bien dans les noyaux des cellules épidermiques ou sous-épidermiques que dans ceux des cellules mères primordiales, est constituée par 24 segments où bâtonnets chromatiques. L'un de ces noyaux, représenté dans la figure 3, montre 11 segments d'un côté et 13 segments de l'autre côté du plan équatorial. Par une compression ménagée de la plaque nucléaire, on parvient à isoler suffisamment ces bâtonnets pour pouvoir les compter avec une entière certitude. Tel est le cas de la figure 4, où, malgré leur superposition dans plusieurs plans, leur numération ne laisse aucune place au doute. On remarquera également que chacun des bâtonnets de cette plaque se montre déjà formé de deux moitiés parallèles accolées dans toute leur longueur et destinées chacun à l'un des nouveaux noyaux.

Lorsque les deux moitiés de chaque segment chromatique primaire se sont séparées l'une de l'autre, de la façon que j'ai décrite en détail dans un travail antérieur (1), pour se transporter en sens inverse vers les pôles, les segments secondaires, moitié moins épais avant d'arriver aux pôles, peuvent aussi être comptés avec certitude, malgré leur superposition et leur enchevêtrement. On constate alors qu'ils sont également, pour chaque nouveau noyau, au nombre de 24 (fig. 5).

Dans les divisions qui se succèdent, soit pour former la paroi du sac pollinique, soit pour donner les cellules mères définitives aux dépens des cellules mères primordiales, les noyaux m'ont offert le même nombre d'éléments chromatiques. Or, comme en étudiant d'autre part, les tissus purement végétatifs, on en retrouve également 24, on voit que, jusqu'à la formation et la différenciation complète des

(1) L. Guignard, *Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XX, p. 341).

cellules mères définitives du pollen, il n'y a aucune réduction dans le nombre des chromosomes nucléaires.

Toutefois, je ne prétends pas que, dans les autres tissus, les noyaux présentent tous, sans exception, le nombre de segments indiqué, et que ce nombre ne puisse être moindre. Dans les cellules voisines du connectif de l'anthère plus âgée, comme dans celles de l'ovule qui constituent les téguments ou la base du nucelle, j'ai observé des divisions où ce nombre était effectivement moindre; mais ce fait ne prouve rien contre la règle générale. Il est possible que, dans les noyaux des cellules qui n'ont pas de rapport avec le développement des éléments sexuels, il y ait des variations de cette nature. On verra, dans la suite de ce travail, que le nombre des segments chromatiques n'est pas le même dans les noyaux du sac embryonnaire, suivant le rôle qu'ils ont à remplir, et bien que le noyau primaire qui leur donne naissance fournisse aux premiers produits de sa division un nombre égal de segments. Cela n'empêche pas de considérer comme général le fait précédemment énoncé.

La figure 6 représente un sac pollinique plus avancé en âge que celui de la figure 2, mais où la paroi n'offre pas encore toutes les assises cellulaires qu'elle aura plus tard et où les cellules mères primordiales se divisent encore activement.

La formation de tous les tissus du sac pollinique est complète dans la figure 7. Sous l'épiderme, la paroi comprend quatre assises de cellules tabulaires; une cinquième assise *T*, à cellules allongées radialement et pourvues chacune de deux noyaux, constitue le tapis ou couche nourricière. C'est au moment où les cellules de cette assise se différencient que les divisions cessent dans les cellules mères primordiales, qui deviennent dès lors *cellules mères définitives du pollen*.

A partir de ce moment, ces cellules augmentent de volume (comparer les fig. 6 et 7); les noyaux surtout grossissent considérablement et le protoplasme remplit complètement le reste de la cavité cellulaire. La fig. 8, dessinée au même grossissement que la figure 7, montre que ces noyaux de-

viennent au moins une fois plus volumineux qu'après la naissance des cellules mères. Leur aspect est d'ailleurs tout autre que celui des noyaux somatiques.

A leur intérieur, on distingue des replis chromatiques nombreux dirigés dans tous les sens, et entre lesquels se trouvent plusieurs nucléoles, parmi lesquels un plus volumineux que les autres (fig. 9). Au contact de la membrane et rapprochées l'une de l'autre, se trouvent les deux sphères attractives ou directrices que j'ai signalées chez les plantes (1) et sur lesquelles on reviendra plus loin.

Tel est le mode de développement et de différenciation des noyaux sexuels dans le sac pollinique du *Lilium Martagon*. On voit qu'au moment de sa formation, chacun de ces noyaux, issus par karyokinèse normale d'un noyau de cellule mère primordiale, reçoit 24 segments ou bâtonnets chromatiques.

B. — Formation des grains de pollen.

On sait que chaque cellule mère pollinique fournit, par deux bipartitions successives, quatre grains de pollen. C'est au moment de la première division qu'apparaît une différence capitale dans le noyau qui doit leur donner naissance. Après avoir traversé le stade de repos pendant lequel il s'accroît considérablement, ce noyau commence à épaissir les replis de sa charpente chromatique, qu'on peut suivre partiellement dans leur trajet sinueux, sans apercevoir de bouts libres dans la cavité nucléaire (fig. 10). Il semble donc que le réseau primitif soit formé, non par des segments distincts, mais par un filament unique et continu. Comme ce noyau s'était constitué, ainsi qu'on l'a vu, avec 24 segments chroma-

(1) Je ne pense pas, comme M. Errera, que la dénomination de « sphères directrices » qui m'a paru, mieux que celle de « sphères attractives », correspondre au rôle de ces corps, puisse prêter à confusion avec celle de « corpuscules directeurs ou *Richtungskörper* » appliquée aux globules polaires (L. Errera, *Comptes rendus des séances de la Soc. royale de botanique de Belgique*, 14 mars 1891).

tiques, on est amené à conclure qu'après sa formation ces derniers se sont soudés pour donner le filament. Cette opinion, qui sera discutée plus loin, en raison de son intérêt, est confirmée par l'étude du noyau des cellules mères du pollen des Cycadées, que j'ai pu examiner dans des conditions particulièrement favorables (1), et où la présence d'un filament unique au début de la karyokinèse est beaucoup plus vraisemblable que celle de segments distincts dans le noyau au repos.

Lorsque la contraction du filament nucléaire s'accentue et que son épaisseur augmente par suite du rapprochement et de la fusion des granulations chromatiques, on devrait apercevoir, si les 24 segments primitifs restaient distincts, tout au moins un certain nombre de leurs extrémités libres. Or, on distingue à un moment donné, dans le substratum protoplasmique hyalin, qui forme la masse fondamentale du filament, au lieu d'une file de granulations plus ou moins fusionnées, deux séries de granulations plus petites, qui sont l'indice d'un dédoublement longitudinal dans le filament (fig. 10), et ce dédoublement s'effectue avant qu'on n'observe des bouts libres dans le peloton nucléaire.

Un peu plus tard, 12 segments, formés chacun de deux séries de granulations chromatiques, se montrent libres dans le suc nucléaire et sont d'autant plus faciles à compter que leur contraction et par suite leur épaississement s'accentuent davantage (fig. 11 et 12). Comme, dans chaque segment, les deux séries granuleuses sont toujours exactement d'égale longueur, il n'est pas admissible que les 24 segments chromatiques primitifs se soient rapprochés deux à deux pour se souder parallèlement, car la longueur des segments dans un même noyau n'est pas exactement semblable pour tous. D'autre part, rien ne démontre qu'au moment où le noyau de la cellule mère a pris naissance, ces 24 bâtonnets chromatiques se sont soudés deux à deux, bout à bout, pour en donner 12.

(1) L. Guignard, *Observations sur le pollen des Cycadées* (*Journ. de Botanique*, 1889).

On est donc conduit à penser que les 24 bâtonnets ne restent pas indépendants après la constitution du noyau de la cellule mère, mais qu'ils s'unissent ensemble. Plus tard, après une assez longue période de repos, ils se partagent en un nombre moitié moindre de segments.

Les deux séries de granulations d'un même segment sont réunies dans un hyaloplasme commun (fig. 11 et 12). On remarque aussi, aux deux extrémités des segments, des traînées ou fils d'hyaloplasme très délicats, qui persistent en s'étirant entre ces segments et peuvent adhérer à la membrane nucléaire encore intacte (fig. 12).

Au fur et à mesure qu'ils se contractent, les segments laissent mieux voir leurs deux moitiés accolées; mais plus tard, les granulations, d'abord distinctes, se fusionnent de façon à communiquer aux bâtonnets un aspect homogène, sans qu'on cesse toutefois de reconnaître facilement les deux moitiés parallèles qui constituent chacun d'eux.

La disparition de la membrane nucléaire et la pénétration du cytoplasme qui s'avance, à partir des sphères directrices et sous forme de stries, dans la cavité du noyau, occasionnent d'abord un rapprochement des segments chromatiques au centre de la cellule. Mais bientôt ils s'écartent les uns des autres pour former l'étoile ou plaque nucléaire; puis ils se disposent tous dans le même plan, quand les fils du fuseau sont complètement formés (fig. 13 et 14). Les sphères directrices, qui étaient venu se placer en opposition, avant la disparition de la membrane nucléaire (fig. 12), forment les pôles du fuseau. En observant la plaque nucléaire par le pôle, on voit quelques-uns des segments plus rapprochés que leurs voisins du centre de figure; ce qui s'explique facilement par ce fait, que les fils achromatiques du fuseau s'étendent aussi bien vers le centre que vers la périphérie (fig. 13). La durée du stade de la plaque nucléaire est beaucoup plus longue que les autres stades de la division.

La scission longitudinale de chacun des 12 segments, ou plutôt la séparation de leurs deux moitiés, se manifeste

d'abord à l'extrémité la plus rapprochée du centre (fig. 15). Au fur et à mesure que ces moitiés ou segments secondaires s'isolent les uns des autres, on les voit prendre la forme de V ou d'U (fig. 16 et 17), dont le nombre est égal dans chaque groupe à celui des segments primaires et peut être apprécié exactement, soit qu'on les observe de profil, soit qu'on les regarde par le pôle (fig. 18).

Pendant que les deux nouveaux noyaux se constituent aux pôles, une cloison commence à se former à l'équateur des fils connectifs tendus en grand nombre entre les noyaux (fig. 19). On sait, en effet, que chez les Monocotylédones, à l'exception des Orchidées (1), la première division nucléaire est suivie de la division de la cellule mère (fig. 20).

Cependant, la seconde bipartition ne tarde pas à se manifester. Les noyaux ne restent donc que fort peu de temps à l'état de repos ; d'où il résulte qu'ils offrent rarement des nucléoles et que leur aspect est différent de celui du noyau de la cellule mère. Les segments chromatiques sont moins réguliers que ceux de ce dernier noyau aux stades correspondants ; mais la division n'en présente pas moins, au fond, la même marche et les mêmes caractères essentiels. Les 12 segments chromatiques se retrouvent dans chacun des noyaux formés (fig. 21, 22, 23). Dans la fig. 23, à gauche, on a fait varier la mise au point pour montrer ces segments arrivés au pôle.

Au total, le noyau de chacun des quatre grains de pollen dérivés d'une cellule mère se constitue avec 12 segments chromatiques.

C. — Formation et division du noyau générateur.

Avant sa maturité, le grain de pollen des Angiospermes divise, comme on sait, son contenu en deux cellules de grosseur inégale, l'une petite, appelée cellule génératrice, l'autre

1) L. Guignard, *Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen chez les Orchidées* (*Ann. des sc. nat.* ; *Bot.*, 1883).

grande, appelée cellule végétative (fig. 26, 27). Les noyaux de ces deux cellules diffèrent également par leur forme, leur structure et leurs réactions. La cellule génératrice devient libre dans le grain de pollen, à une période plus ou moins avancée du développement ; elle prend ordinairement la forme d'une lentille ou d'un croissant, dont le centre est occupé par le noyau ; son protoplasme se distingue facilement de celui de la cellule végétative. Au contact des deux noyaux, on trouve les sphères directrices. Dans le protoplasme de la cellule génératrice, elles occupent le plus souvent l'une des extrémités du noyau dont les deux faces planes ne sont recouvertes que par une mince couche de protoplasme (fig. 27).

Tandis que le noyau végétatif ne se divise jamais, le noyau générateur présente, au contraire, ainsi que le protoplasme qui l'accompagne, une bipartition qui ne s'accomplit, chez le *Lilium Martagon*, que dans le tube pollinique. Suivant les plantes, c'est tantôt le noyau végétatif, tantôt le noyau générateur qui s'introduit le premier dans le tube.

Si l'on examine les tubes polliniques du *Lilium Martagon* pendant leur marche dans le style, ou dans les cultures artificielles, on voit que le noyau végétatif est situé généralement vers l'extrémité du tube, dans lequel il est entré le premier ; la cellule génératrice, avec son protoplasme et son noyau, se trouve ordinairement à une faible distance en arrière (fig. 31). Tandis que le noyau végétatif est pourvu d'un ou de plusieurs nucléoles assez gros et d'une charpente chromatique peu colorable par les réactifs de la nucléine, celui de la cellule génératrice n'offre pas de nucléoles nettement différenciés et sa charpente chromatique très dense se colore vivement par les mêmes réactifs. Avec un mélange approprié de vert de méthyle et de fuchsine, j'avais déjà pu, dans mes recherches antérieures, colorer en rose vif, d'une façon tout à fait caractéristique, le protoplasme de la cellule génératrice qui renferme les sphères directrices, et le distinguer ainsi du protoplasme végétatif qui remplit plus ou

moins complètement la région antérieure du tube pollinique. Cette distinction est possible aussi avec d'autres réactifs, et en particulier avec l'hématoxyline, ce qui permet de suivre la destinée du premier de ces protoplasmes aux diverses phases du développement et de savoir s'il pénètre ou non dans la cellule femelle avec ses sphères directrices.

Pendant l'accroissement du tube pollinique, et peu de temps après la germination du grain de pollen, la cellule génératrice divise son noyau et son protoplasme chacun en deux moitiés égales, qu'on aperçoit d'abord très rapprochées l'une de l'autre (fig. 35), puis assez écartées et étirées dans le tube dont elles occupent tout le diamètre. Aux deux extrémités de chaque noyau, on peut toujours reconnaître, à l'aide des réactifs indiqués, le protoplasme de la cellule génératrice. Quant aux sphères directrices, on parvient à les mettre en évidence avec l'hématoxyline, après fixation par les vapeurs d'acide osmique et durcissement dans l'alcool absolu (fig. 35 et 36).

Dans les cultures artificielles, la cellule génératrice sort fréquemment du tube pollinique et s'arrondit plus ou moins, comme le représentent les figures 29 et 30, où les noyaux se voient dans deux positions différentes. Les sphères directrices n'ont pas une situation invariable ; quand l'épaisseur du protoplasme le permet, elles peuvent occuper la face concave du noyau qui devient souvent réniforme (fig. 28 et 30). Dans le tube pollinique, où le noyau reste forcément allongé et lenticulaire, elles se trouvent tantôt en avant, tantôt en arrière, dans le protoplasme de la cellule.

La bipartition du noyau générateur a lieu par division indirecte, et, tandis que le noyau végétatif disparaît plus ou moins rapidement dans le protoplasme du tube pollinique, en général au moment où ce dernier pénètre dans l'ovule, les deux noyaux générateurs se retrouvent avec leurs caractères propres jusqu'au moment de la fécondation. L'un d'eux seulement s'unit au noyau de l'oosphère ; l'autre se désorganise et se résorbe. Quant au protoplasme qui les

accompagnait dans le tube pollinique et qui provenait de la cellule génératrice, M. Strasburger ne l'a pas vu pénétrer dans l'oosphère ; il pense qu'il disparaît avant la fécondation, sans indiquer toutefois par quels réactifs on peut le distinguer du protoplasme végétatif qui sert de véhicule aux éléments dérivés de la cellule génératrice primitive.

Bien que, dans le cas actuel, la succession des stades qui caractérisent la division indirecte exige, pour être aperçue, des recherches souvent infructueuses, j'ai pu l'observer à plusieurs reprises. Il apparaît dans le noyau de la cellule génératrice en voie de bipartition 12 segments ou bâtonnets chromatiques, faciles à compter quelque temps avant et surtout pendant le stade de la plaque nucléaire (fig. 33). Ces segments offrent de bonne heure les indices du dédoublement longitudinal. Autour du fuseau achromatique, mais surtout aux pôles, on retrouve le protoplasme de la cellule génératrice. La sphère directrice située à chacun des pôles se dédouble au moment où la plaque nucléaire se divise. Lorsque les deux moitiés de chacun de ces 12 segments primaires se sont séparées, suivant le mode bien connu, pour se rendre en sens inverse vers les deux pôles du fuseau, chaque noyau reçoit par conséquent 12 segments secondaires (fig. 34). A l'équateur des fils connectifs qui réunissent les deux groupes chromatiques, on remarque souvent un rudiment de plaque cellulaire très réfringente, mais qui ne vient pas rejoindre la paroi du tube pollinique et disparaît bientôt sans le cloisonner. Les deux noyaux générateurs ainsi formés, et tout à fait semblables entre eux, s'écartent ensuite l'un de l'autre, comme on l'a vu, en conservant à leurs deux extrémités chacun une part du protoplasme de la cellule génératrice primitive ; on peut dire, par conséquent, qu'il existe alors deux cellules génératrices au lieu d'une seule.

Après la bipartition de la cellule génératrice, le noyau antérieur, qui pénétrera plus tard dans l'oosphère, est accompagné nécessairement en avant par deux sphères direc-

trices, tandis que le noyau postérieur est suivi de même par les deux sphères qui l'avoisinent.

Il est à remarquer que le noyau de la cellule génératrice avant sa division, ainsi que les deux noyaux qui résultent de cette bipartition, s'accroissent et grossissent sensiblement dans le tube pollinique, tandis que le noyau végétatif diminue de volume. Pendant que les deux noyaux générateurs continuent leur marche en avant, sans changer d'aspect ni rien perdre de leur aptitude à se colorer par les réactifs de la nucléine, le noyau végétatif, au contraire, ne tarde pas à présenter des symptômes de désorganisation ; il devient granuleux et s'étire en perdant la netteté de son contour, pour disparaître presque complètement avant l'arrivée du tube pollinique sur le nucelle ovulaire (fig. 36).

Dans l'étude des noyaux du tube pollinique, il importait aussi de compter avec certitude les segments chromatiques qui entrent dans la constitution de chacun d'eux et de s'assurer que leur nombre dans les noyaux générateurs est le même que dans les divisions successives qui s'opèrent dans les cellules mères du pollen. Ce qui doit surtout attirer l'attention, c'est la fixité de ce nombre. M. Strasburger a insisté avec raison, dans son récent Mémoire (1), sur ce fait intéressant, que j'avais remarqué dans mes recherches antérieures (2). De la connaissance du nombre des segments chromatiques dans les noyaux des cellules mères de pollen en division, on pouvait logiquement tirer cette conclusion, que leur nombre doit être le même dans les deux noyaux générateurs et dans le noyau végétatif, puisque la division a toujours lieu avec dédoublement longitudinal des segments. Toutefois, la démonstration directe du fait est d'autant moins superflue, dans le cas actuel, qu'on verra plus loin le nombre des segments varier dans les noyaux d'une même cellule, telle que le sac embryonnaire, suivant que l'on con

(1) *Ueber Kern und Zelltheilung*, 1888, p. 238.

(2) *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire* (*Ann. de sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XVII, p. 40, 1884).

sidère l'une ou l'autre des deux tétrades nucléaires qui s'y forment. En outre, il n'était pas inutile de fournir un nouvel argument à l'appui de ce fait, que la différenciation des noyaux générateurs ne s'accompagne pas d'un rejet de la substance chromatique du noyau dont il proviennent, comme M. E. Van Beneden l'admet pour la formation du pronucléus mâle et du pronucléus femelle chez l'*Ascaris*. Cette démonstration est absolument faite pour les végétaux.

On va pouvoir juger maintenant de l'analogie complète que le noyau femelle de l'oosphère présente, à cet égard, avec le noyau mâle du tube pollinique.

2° ORGANE FEMELLE.

Le sac embryonnaire tire son origine, comme on sait, d'une cellule sous-épidermique occupant l'axe du nucelle ovulaire. Chez les Monocotylédones et les Dialypétales, cette cellule forme ordinairement une calotte, comparable au tissu qui constitue la paroi du sac pollinique, et surmontant la cellule mère primordiale du sac embryonnaire; chez les Gamopétales, il ne se fait pas de calotte, et la cellule mère primordiale touche directement à l'épiderme du nucelle.

Dans un cas comme dans l'autre, la cellule mère primordiale se partage ordinairement en un nombre variable de cellules filles superposées, dont l'inférieure devient le sac embryonnaire en refoulant ses congénères.

Les *Lilium*, *Tulipa*, *Fritillaria*, etc., font exception à cette règle générale: la cellule située primitivement sous l'épiderme du nucelle, se développe directement en sac embryonnaire, sans former ni calotte, ni cellules filles (1).

Si l'on veut connaître la constitution du noyau de la cellule mère du sac, il faut donc étudier les premières divi-

(1) Ce fait a été constaté d'abord, chez le *Lilium* et le *Tulipa*, par MM. Treub et Mellinck (*Notice sur le développement du sac embryonnaire chez quelques Angiospermes*; Arch. néerlandaises, t. XV, oct. 1880).

sions qui se produisent pour former sur le placenta le mamelon nucellaire.

Ce dernier prend naissance par des cloisonnements dans l'assise sous-épidermique, de chaque côté des cordons placentaires. La figure 37 représente la section transversale d'un ovaire de *Lilium Martagon*, au moment où les premières phases du développement des ovules se manifestent. Tous les noyaux en division qu'on rencontre alors renferment 24 bâtonnets chromatiques (fig. 38). Ce nombre se retrouve encore plus tard, alors que le mamelon nucellaire forme sur le placenta une proéminence assez accentuée (fig. 39 et 40). Les préparations présentent ordinairement plusieurs noyaux à divers stades de la division, aussi bien dans l'épiderme que dans le tissu sous-jacent. La figure 40 représente cinq plaques nucléaires dans chacune desquelles j'ai compté 24 bâtonnets chromatiques. A cette période de la formation du nucelle, on ne peut encore dire exactement quelle est, parmi les cellules situées sous l'épiderme au sommet de l'organe, celle qui deviendra la cellule mère du sac embryonnaire. L'essentiel est de remarquer que tous les noyaux se constituent avec le même nombre de segments chromatiques, jusqu'au moment où l'une des cellules apicales du nucelle cesse de se diviser et devient plus grande que ses voisines. A ce moment, la cellule mère du sac est formée.

Elle grossit rapidement, tandis que quelques-unes des cellules voisines se divisent encore (fig. 41). Son noyau devient de plus en plus volumineux ; son protoplasme très dense paraît dépourvu de vacuoles (fig. 42). La cellule mère occupe, à elle seule, sur la section longitudinale axile du nucelle, environ la moitié du volume total de ce dernier, quand le tégument ovulaire interne commence à se développer.

Bien avant le moment où le tégument interne vient recouvrir le nucelle au sommet, le sac embryonnaire a pris un accroissement tel qu'il comprime le tissu sous-épidermique du nucelle, dont il occupe presque toute la longueur (fig. 43).

Dans la plupart des cas, le noyau du sac est d'abord

assez rapproché du sommet; parfois aussi, et surtout lorsque le sac est plus âgé, il descend vers le centre (fig. 43 à 46). Sa charpente chromatique, semblable à l'origine à celle des noyaux des autres cellules nucellaires, offre bientôt des replis assez écartés les uns des autres; il possède un gros nucléole parfois accompagné d'autres nucléoles plus petits. Au contact de la membrane nucléaire, on aperçoit deux sphères directrices, dont la position varie.

Avant les premiers indices de l'entrée en division, les replis de la charpente chromatique sont si nombreux et si enchevêtrés qu'on ne peut dire s'il existe des filaments multiples dans le noyau. Plus tard, lorsque les replis s'épaississent par contraction et fusion des granulations chromatiques, l'observation donne à penser qu'il n'y a réellement qu'un filament unique.

Déjà, dans la figure 46, on peut constater que deux séries de granulations parallèles apparaissent dans le substratum achromatique du filament et proviennent manifestement du dédoublement longitudinal d'une file unique primitive. Autour du noyau, à ce premier stade de l'entrée en division, le cytoplasme présente une striation radiaire évidente, sans rapport avec les deux sphères directrices (fig. 45 et 46).

Les segments, formés chacun d'une double série de granulations chromatiques réunies dans leur substratum hyalin, apparaissent bientôt libres dans la cavité nucléaire. Ces segments vont se raccourcissant de plus en plus, en même temps que les nucléoles perdent peu à peu leur aptitude primitive à la coloration par les réactifs qui permettent de reconnaître que la substance dont ils sont formés diffère de la chromatine des segments. De même que pour le noyau de la cellule mère pollinique, il devient possible à un moment donné, et bien avant que la contraction des segments soit complète, de constater que ces derniers sont au nombre de 12 (fig. 48 et 49). Ici encore, par conséquent, la réduction est exactement de moitié, et, comme dans le cas de la cellule mère pollinique, elle apparaît brusquement dans le

noyau du sac, qui s'était constitué à l'origine avec 24 bâtonnets.

Quelque temps après la formation des segments chromatiques, les deux sphères directrices entrent en activité. Des stries cytoplasmiques se montrent autour d'elles, puis elles s'écartent l'une de l'autre pour aller se placer en opposition, de façon à occuper l'axe longitudinal du sac embryonnaire. Quand les sphères ont pris cette position, les stries qu'on observait auparavant sur toute la surface du noyau disparaissent pour augmenter, au contraire, autour des sphères. Dès lors, les asters, qu'on apercevra plus tard aux pôles du fuseau achromatique occupés par les sphères, sont partiellement différenciés. Comme ces dernières sont encore au contact de la membrane nucléaire (fig. 48), les stries n'existent pas tout autour de leur zone hyaline.

A cette phase, les noyaux fixés par l'acide chromique, l'acide picrique et même l'alcool absolu, offrent souvent dans leur cavité, entre les segments chromatiques, de fines granulations qui réagissent comme le cytoplasme et comme la substance des nucléoles. Ces granulations proviennent-elles d'un précipité dans le suc nucléaire ou de la pénétration du cytoplasme ambiant à travers la membrane du noyau? Dans les figures 48 et 49, on les voit à la partie inférieure de la cavité nucléaire, au voisinage de l'une des sphères directrices. Il est possible qu'à ce stade la membrane ait déjà laissé pénétrer le cytoplasme dans l'intérieur de la cavité; mais, bien qu'à une phase antérieure on n'observe pas la présence de ces granulations, il est difficile de préciser leur origine. On trouve souvent des noyaux, comme celui de la figure 49, dont la membrane a été détachée du cytoplasme par les réactifs fixateurs, soit d'un côté, soit sur presque toute la périphérie du noyau.

Les asters ne se complètent aux pôles du fuseau futur qu'après la résorption de la membrane. Cette résorption se produit d'abord au voisinage des sphères, par conséquent en deux points opposés (fig. 50). Les stries se montrent

bientôt plus nombreuses du côté du noyau ; elles s'avancent d'un pôle à l'autre, à travers la cavité, et l'on en voit déjà un certain nombre s'étendre sans discontinuité d'une sphère à l'autre alors que la membrane nucléaire n'est résorbée qu'au voisinage des pôles et existe encore jusqu'au contact des asters. A ce stade, l'on retrouve parfois un reste de nucléole à peine colorable.

Les segments, dont la contraction est très avancée, sont encore répartis sans ordre dans presque toute la cavité nucléaire. Mais bientôt ils sont repoussés vers le plan équatorial, et ce changement de position est évidemment dû aux fils achromatiques qui s'avancent à partir des sphères dans l'intérieur du noyau.

Avant la réunion des segments dans le plan équatorial, les fils achromatiques semblent tous également grêles et délicats (fig. 51) ; mais, lorsque la plaque nucléaire est formée, on constate qu'à chaque segment ou bâtonnet correspond un fil achromatique plus épais que ceux qu'on voyait auparavant ; par conséquent le nombre de ces fils est égal à celui des segments, fait déjà signalé dans mes recherches antérieures. De nouvelles observations me font admettre, qu'entre ces 12 fils achromatiques relativement épais, il en est d'autres plus délicats, semblables à ceux qui existaient seuls à l'origine avant la constitution de la plaque. Par suite, il y a tout lieu de croire que les 12 fils principaux sont dus à la coalescence d'un certain nombre de fils primitifs. D'ailleurs l'acide chlorhydrique étendu, qui les rend très apparents, permet jusqu'à un certain point de les dissocier.

Les segments chromatiques prennent une disposition radiaire à l'équateur du fuseau. Chacun d'eux appuie son extrémité la plus rapprochée du centre de figure sur l'un des fils principaux. Leurs deux moitiés sont toujours reconnaissables, et, peu de temps après leur réunion en plaque nucléaire, ces deux moitiés commencent à se recourber en sens inverse sur le fil achromatique correspondant, de sorte que l'extrémité

du segment qui s'appuie sur le fil n'est jamais obtuse comme celle qui est tournée vers la périphérie de la plaque nucléaire (fig. 54).

Parmi les segments, quelques-uns sont plus rapprochés du centre, sans cesser d'offrir la disposition radiaire, ainsi qu'on peut s'en assurer quand on a la chance d'observer un fuseau nucléaire par le pôle (fig. 53).

Au moment où le fuseau se constitue, les sphères sont au contact de la membrane nucléaire. Plus tard, elles s'éloignent un peu de leur position première, de sorte que le fuseau est plus long que le plus grand diamètre du noyau. On peut s'en convaincre en mesurant à la chambre claire le diamètre des noyaux, au moment où la membrane va disparaître aux pôles, et la longueur des fuseaux au stade de la plaque nucléaire (comparez les figures 50 à 55). Ordinairement le fuseau est parallèle au grand axe du sac embryonnaire, parfois aussi dirigé obliquement, autant que le permet le diamètre transversal du sac.

On reviendra plus loin sur certains points litigieux, tels que la continuité des fils du fuseau d'un pôle à l'autre, etc.

La division de la plaque nucléaire suit la marche bien connue; on peut même ajouter que, dans le cas actuel, elle présente des caractères absolument typiques. Les deux moitiés de chacun des 12 segments s'isolent peu à peu dans toute leur longueur, en s'éloignant en sens opposé vers les pôles et en suivant la direction des fils achromatiques. Il arrive un moment où elles ne sont plus en contact que par leurs bouts tournés vers la périphérie (fig. 56). Dès que la séparation de ces moitiés ou segments secondaires commence à se produire, chaque sphère dédouble son centrosome, et les deux nouvelles sphères formées se voient côte à côte. Lorsque les segments secondaires arrivent aux pôles, les sphères occupent la dépression souvent remarquée auparavant sur la face polaire des nouveaux noyaux. A ce stade, l'irradiation du cytoplasme autour des pôles atteint son plus haut degré (fig. 57).

Après leur formation, les deux nouveaux noyaux, dans la composition desquels entre le même nombre de segments chromatiques, se montrent tout d'abord entièrement semblables l'un à l'autre sous le rapport de la structure et des réactions. Plusieurs nucléoles inégaux apparaissent entre les replis de leur charpente chromatique.

Quand les deux noyaux s'éloignent du centre du sac embryonnaire en se dirigeant vers ses deux extrémités, l'inférieur commence à l'emporter par son volume et sa masse chromatique sur le supérieur (fig. 58). Puis, tous deux se divisent ordinairement dans deux plans différents, plus rarement dans un même plan (fig. 59 et 62).

Alors on constate ce fait curieux, que j'ai signalé dans mes premières observations (1) et retrouvé depuis, non seulement dans le *Lilium Martagon*, mais aussi dans toutes les autres espèces de Lis, à savoir que le nombre des segments chromatiques n'est pas le même dans ces deux noyaux en division. On en compte toujours 12 dans celui du haut, tandis que celui du bas en offre souvent 16, 20 ou même 24, comme on peut s'en convaincre facilement par les figures 59, 60 et 61, où la division des deux noyaux est parvenue au stade de la plaque nucléaire et se fait dans deux plans perpendiculaires. Ce qu'il importe de remarquer, c'est que le nombre 12 ne change pas dans le noyau supérieur, ni dans ses dérivés (fig. 59, 60 et 64).

Il apparaît ainsi, dès les premières divisions qui s'effectuent dans le sac embryonnaire, une différence caractéristique dans la constitution des noyaux, différence qui coïncide avec le rôle qu'ils auront à remplir.

La distance qui sépare les deux groupes nucléaires augmente peu à peu, par le fait même de l'accroissement du sac, dont le centre est généralement occupé par une ou deux vacuoles. L'inégalité des deux groupes s'accentue de plus en plus avant qu'une dernière bipartition fournisse les deux té-

(1) *Nouvelles recherches*, etc., p. 334, fig. 18.

trades qui seront situées aux deux extrémités du sac. Les noyaux de la base deviennent une fois plus gros que ceux du sommet (fig. 65), et quand ils se divisent, on compte en moyenne de 20 à 24 segments chromatiques dans chaque plaque nucléaire. Ces segments sont d'ailleurs aussi épais et aussi longs que ceux des noyaux du groupe supérieur, ce qui montre bien que l'augmentation de volume s'est accompagnée d'une augmentation de la masse chromatique. Quelle est la cause de cette singulière différence se manifestant dans une même cellule? C'est une question sur laquelle on reviendra plus loin.

Dans un même sac embryonnaire, le nombre des segments chromatiques dans les gros noyaux de la base (fig. 63) peut aussi varier de l'un à l'autre dans certaines limites, de même qu'il varie pour un même noyau, dans des sacs embryonnaires différents. Qu'il suffise pour le moment de remarquer le fait.

Par contre, les quatre noyaux du sommet comprennent chacun 12 segments chromatiques, et dans les diverses figures de division qui ont passé sous mes yeux, je n'ai pas trouvé d'exception. Comme l'un de ces noyaux appartiendra à l'oosphère et sera par conséquent le noyau femelle qui s'unira au noyau mâle, il en résulte que cette union aura lieu à nombre égal de segments chromatiques, soit que l'on admette que ces derniers restent toujours distincts dans chaque noyau, soit qu'ils réapparaissent au moment de la fécondation. Je montrerai en effet, un peu plus loin, qu'on retrouve 24 segments dans l'œuf. Mais il est nécessaire, auparavant, de suivre ce qui se passe dans le sac embryonnaire jusqu'à la constitution définitive de l'appareil sexuel.

Parmi les quatre noyaux occupant le sommet du sac (fig. 66), il en est deux qui appartiendront, comme on sait, aux synergides, et qui sont frères; des deux autres, situés un peu au-dessous, l'un deviendra le noyau de l'oosphère, tandis que son congénère, restant libre, concourra à former le noyau secondaire du sac embryonnaire. Dès que les synergides et

l'oosphère se sont entourées chacune d'une membrane d'enveloppe très délicate, ce noyau demeuré libre, que j'ai désigné jadis, ainsi que son homologue inférieur, sous le nom de *noyau polaire*, à cause de leur situation dans le sac embryonnaire, commence à grossir et à devenir plus chromatique que le noyau de l'oosphère dont il est pourtant le frère (fig. 67 à 69).

Pendant ce temps, une différence très marquée se manifeste également entre le noyau polaire de la tétrade inférieure et les trois noyaux des antipodes. Ces derniers sont même déjà en voie de désorganisation et de résorption avant la différenciation complète de l'appareil sexuel et la fusion des deux noyaux polaires.

Quand l'appareil sexuel est parvenu à l'état adulte, le noyau de l'oosphère est un peu plus gros et plus chromatique que les noyaux des deux synergides; il possède un ou plusieurs nucléoles inégaux.

Le noyau polaire supérieur reste au voisinage de l'oosphère; ordinairement, une grosse vacuole le sépare du noyau polaire inférieur (fig. 67). Ce dernier fait la plus grande partie, parfois même la totalité du chemin nécessaire pour venir le rejoindre (1). Arrivés au contact l'un de l'autre, les deux noyaux, toujours inégaux, restent d'abord accolés en conservant chacun leur membrane propre; ils descendent ensemble vers la partie centrale du sac embryonnaire (fig. 69). A la place de la vacuole primitive, on voit alors deux ou plusieurs vacuoles, entre lesquelles les deux noyaux polaires soudés s'aplatissent de plus en plus au contact l'un de l'autre, sans que la ligne de démarcation formée par leurs membranes cesse d'être visible, dans la plupart des cas, même au moment de la fécondation.

Il n'y a donc pas pénétration des deux noyaux polaires l'un par l'autre et j'ai tout lieu de croire, pour des raisons

(1) C'est aussi ce que l'on observe, comme je l'ai montré, dans beaucoup d'autres cas (*Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes*; *Ann. des sc. nat., Bot.*, 1882).

qui seront indiquées plus loin, que la membrane nucléaire commune peut persister jusqu'aux premiers symptômes de l'entrée en division. J'ai même observé un cas où les deux noyaux étaient déjà entrés en division et présentaient des segments libres, alors qu'ils formaient encore deux groupes nettement distincts l'un de l'autre.

L'origine double du noyau secondaire du sac embryonnaire reste donc, dans le cas actuel, très longtemps visible; aucun changement interne, soit dans le nombre et la grosseur des nucléoles, soit dans la structure de la charpente chromatique des deux masses plus ou moins soudées l'une à l'autre, ne paraît se manifester avant le moment où la division va commencer. Remarquons, toutefois, que si l'union des noyaux polaires est peu prononcée dans le Lis, il n'en est pas de même dans beaucoup d'autres plantes, chez lesquelles le noyau secondaire du sac embryonnaire forme une masse globuleuse, où les éléments chromatiques paraissent confondus et où les nucléoles eux-mêmes se fusionnent.

Un point très important à considérer dans le cours des divisions qui s'effectuent à l'intérieur du sac embryonnaire est celui de la position occupée par les sphères directrices.

Les deux noyaux supérieurs, qui appartiendront aux synergides sont en général placés sur un même plan horizontal, parce que le fuseau nucléaire d'où ils dérivent est ordinairement transversal (fig. 64). Les deux sphères se trouvent donc situées sur les faces latérales des noyaux. Dans la figure 66, on les voit au contact du noyau situé à droite, celles du noyau de gauche se trouvant en arrière et cachées. Le noyau de l'oosphère et son congénère, le noyau polaire, proviennent d'un fuseau vertical; dès lors, les deux sphères qui accompagnent le premier noyau sont placées au-dessus de lui, tandis que celles du noyau polaire sont situées au-dessous, du côté correspondant au pôle inférieur du fuseau de division. Pour la même raison, le

noyau polaire inférieur est surmonté par les deux sphères qui lui appartiennent.

Il en résulte qu'au moment où les deux noyaux polaires se rapprochent pour s'unir et former le noyau secondaire du sac, le contact s'établit d'abord entre les sphères. Ces dernières s'accolent deux à deux de façon que chaque paire comprend une sphère adjacente au noyau supérieur et une sphère adjacente au noyau inférieur (fig. 70). Les deux couples s'écartent l'un de l'autre pour permettre aux noyaux de se mettre ensuite eux-mêmes en contact (fig. 71). On reviendra plus loin sur ce phénomène.

§ 2. — FÉCONDATION ET DIVISION DE L'ŒUF.

Les faits que j'ai constatés récemment, en particulier l'existence des sphères directrices accompagnant les noyaux dans le tube pollinique, vont nous conduire à interpréter la fécondation d'une façon toute différente de celle qu'on avait adoptée jusqu'à ce jour, à la suite des travaux de M. Strasburger et de mes propres recherches.

On a cru que la fécondation consiste essentiellement dans la conjugaison de deux noyaux, les protoplasmes ne jouant qu'un rôle accessoire, alors même que le corps reproducteur mâle est représenté dans le tube pollinique par une cellule complète avec protoplasme et noyau. Chez les Phanérogames, M. Strasburger n'a vu pénétrer dans l'oosphère qu'un noyau dépourvu de protoplasme. J'avais admis également qu'il en est bien ainsi et que la cellule génératrice, située en avant dans le tube pollinique, ne cède à la cellule femelle que son noyau. La découverte des sphères directrices, qui accompagnent toujours le noyau mâle, et leur pénétration dans l'oosphère montrent que les noyaux ne sont pas les seuls corps essentiels dans l'acte de la fécondation.

En ce qui concerne le passage du tube pollinique à travers le micropyle de l'ovule et l'épiderme du nucelle, jusqu'au sommet du sac embryonnaire, les données fournies par

M. Strasburger conservent leur valeur générale. Toutefois, la règle admise par cet habile observateur comporte tout au moins certaines modifications.

On a vu que le noyau végétatif qui précède ordinairement, dans le cas actuel, les deux noyaux générateurs, a disparu lorsque le tube pollinique est parvenu au contact du nucelle ovulaire. Le tube, qui s'était rétréci pour franchir le micropyle, continue son chemin en s'insinuant entre les cellules épidermiques du nucelle, qui recouvrent directement le sac embryonnaire dans sa partie supérieure (fig. 74 et 75).

Une fois arrivé sur le sommet du sac, il renfle son extrémité en massue ou en ampoule et refoule la membrane de ce dernier, en s'avançant vers l'intérieur, soit en ligne droite, soit obliquement, sans s'étaler à la surface, comme chez l'*Orchis latifolia* et le *Monotropa Hypopitys* figurés par M. Strasburger (1). Dès lors, il est impossible de distinguer la membrane du sac de celle de l'extrémité renflée du tube pollinique.

La pénétration du tube a souvent lieu à côté des synergides ou entre elles; mais elle peut se faire aussi directement dans l'une des synergides, dont le contenu se désorganise alors et prend un aspect particulier. Ce dernier cas, considéré d'abord comme général par M. Strasburger, qui pensait que le rôle des synergides était de transmettre à l'oosphère le contenu du tube pollinique, se conçoit d'autant plus facilement que la membrane non cellulosique des synergides ne peut offrir d'obstacle à la pénétration. Plus tard, M. Strasburger a admis que le tube pollinique cède directement son noyau mâle à l'oosphère. Mais, que la pénétration ait lieu d'une façon ou de l'autre, le tube n'en envoie pas moins dans l'oosphère, sans temps d'arrêt, celui des deux noyaux générateurs qui doit opérer la fécondation et qu'on peut désigner, pour le distinguer de son congénère, sous le nom de *noyau mâle*.

(1) *Neue Untersuch.*, etc., pl. II, fig. 67, 69, 87.

Aussitôt que l'extrémité du tube se renfle en arrivant au contact du sac embryonnaire, le noyau mâle, qui y parvient le premier sous la forme d'une petite masse chromatique, auparavant très étirée pendant son passage dans le micropyle, traverse la membrane et va si rapidement s'accoler au noyau de l'oosphère, qu'il est très rare de le trouver encore à quelque distance de ce dernier (fig. 75 et 76). Le ramollissement de la membrane est d'ailleurs tel que ce passage direct ne peut souffrir aucune difficulté, sous l'influence de la poussée qui continue à s'exercer à l'intérieur du tube pollinique. On pourrait croire au premier abord à une attraction réciproque du noyau mâle et du noyau femelle déterminée par une influence d'ordre chimique, analogue à celle qui paraît guider les anthérozoïdes des Cryptogames vers l'archégone (1). Mais, en présence de cette circonstance, que dans l'œuf de l'*Ascaris*, les deux noyaux sexuels ne s'accolent pas dans la plupart des cas, il y a lieu de ne pas conclure sans plus ample informé; d'ailleurs, cette attraction n'est peut-être exercée que par le protoplasme de la cellule femelle.

Au moment où le noyau mâle traverse l'extrémité ramollie et gonflée du tube pollinique, les deux sphères qui le précèdent sont encore situées l'une à côté de l'autre (fig. 75 et 76). Autour d'elles et en avant du noyau auquel

(1) M. Pfeffer a montré (*) que, chez les Fougères, le col de l'archégone laisse échapper un mucilage qui renferme une substance agissant sur les anthérozoïdes et les dirigeant vers l'intérieur. Ce serait, dans ce cas particulier, de l'acide malique. On obtient le même résultat en expérimentant avec des tubes capillaires renfermant une solution de malate neutre de soude contenant 0,01 à 0,5 p. 100 d'acide, ou en se servant des poils foliaires de l'*Heracleum sphondylium*, qui renferment le même acide. Les anthérozoïdes y pénètrent en grand nombre et présentent des mouvements très actifs. Pour les Mousses, le sucre agit de même sur eux; mais, chez le *Marchantia*, on ignore encore la nature de la substance chimique exsudée par le col de l'archégone. Pour les Phanérogames, M. Strasburger pense que le liquide destiné à diriger le tube pollinique dans l'ovule est expulsé par les synergides.

(*) W. Pfeffer, *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize* (Unters. a. der Bot. Inst. zu Tübingen, 1884).

elles sont accolées, on aperçoit une mince couche de protoplasme dont les réactifs ne permettent plus de reconnaître sûrement l'origine; mais il y a tout lieu de croire que c'est le protoplasme de la cellule génératrice. Il est impossible de dire si tout le protoplasme primitif de cette cellule génératrice pénètre dans l'oosphère, car on ne le distingue plus aussi nettement qu'auparavant. S'il ne joue pas un rôle essentiel dans l'acte de la fécondation, il n'en sert pas moins de substratum au noyau et aux sphères directrices; il suffit, en somme, que l'élément protoplasmique de la cellule mâle soit représenté par ces deux derniers corps.

Les deux sphères directrices qui précèdent le noyau mâle viennent aussitôt s'accoler à celles qui surmontent le noyau de l'oosphère, de façon à former deux couples constitués chacun par un élément d'origine différente. Cette union est si rapide qu'il est extrêmement difficile de la saisir sur le fait. Toutefois, je suis parvenu à constater la différence d'origine pour chaque sphère d'un même couple, en remarquant au début que les deux éléments accouplés ont une grosseur un peu inégale, le plus petit provenant de la cellule mâle et le plus gros de la cellule femelle (fig. 75, 76, 80).

Les deux couples se forment donc avant que les noyaux mâle et femelle ne s'unissent à leur tour; ils s'écartent l'un de l'autre pour se transporter peu à peu en deux points opposés (fig. 80), bien qu'on les observe parfois assez rapprochés l'un de l'autre (fig. 77).

Quant les noyaux sexuels se sont mis en contact, on aperçoit le noyau mâle tantôt au dessus du noyau femelle, tantôt sur le côté (fig. 80 et 77), plus rarement au-dessous de lui. De l'ensemble des cas observés, on peut conclure qu'ils occupent généralement le même plan horizontal pendant l'espace de temps relativement long que le noyau mâle met à revêtir les caractères de l'état de repos, tout en restant distinct du noyau de l'oosphère (fig. 79).

De chaque côté de la surface de contact des noyaux sexuels, et ordinairement aux deux extrémités d'une même

ligne diamétrale, se trouvent les sphères accouplées. Souvent on n'aperçoit qu'un seul couple, l'autre étant masqué par la masse nucléaire. A ce stade, je n'ai plus remarqué de différence de grosseur entre les deux sphères en voie de fusion (fig. 81). Lorsque le noyau mâle et le noyau femelle entrent en division pour former une plaque nucléaire unique, au lieu de deux sphères avec deux centrosomes distincts dans chaque paire, on ne voit plus qu'un centrosome plus gros, entouré par une zone hyaline d'un diamètre également plus grand que celui de l'une des deux sphères primitives. L'origine de la nouvelle sphère ainsi formée ne peut être douteuse, car si elle résultait d'une fusion entre les deux sphères apportées par le même noyau, on n'en concevrait pas la raison ; et, alors même que le phénomène analogue, qui se passe quand les noyaux polaires s'unissent, ne viendrait pas fournir un argument puissant à l'appui de cette manière de voir, l'hypothèse de la fusion de deux sphères d'origine différente serait seule vraisemblable.

Lorsque le noyau mâle est arrivé au contact du noyau femelle et que l'union des sphères deux à deux s'est produite, les deux couples s'écartent l'un de l'autre ; quand le premier noyau est descendu sur le même plan que le second, ce qui paraît être la règle générale, les couples vont peu à peu se placer l'un en haut, l'autre en bas (fig. 81), aux extrémités d'une ligne idéale, qui est sensiblement parallèle au grand axe de l'oosphère, c'est-à-dire verticale, parfois aussi plus ou moins oblique. On verra plus loin que l'axe du premier fuseau de segmentation de l'œuf fécondé occupe la même position.

Étudions maintenant les changements morphologiques présentés par le noyau mâle au contact du noyau femelle, en indiquant toutefois, auparavant, le sort du noyau de la seconde cellule génératrice.

Le second noyau générateur parvient comme le premier, tout au moins dans la plupart des cas, à l'extrémité du tube pollinique. Tantôt il en traverse la membrane, tantôt il reste

dans le renflement terminal où il perd rapidement son aptitude à la coloration par les réactifs de la nucléine; son contour s'efface dans la substance protoplasmique du tube devenue à ce moment très réfringente. Souvent on l'aperçoit comme à moitié sorti du tube pollinique, ou même à l'extérieur, quoique en contact avec lui.

Au moment où il vient s'unir au noyau de l'oosphère, le noyau mâle n'offre pas de structure différenciée; sa forme est plus ou moins irrégulière. Dans les synergides, les noyaux et le protoplasme ont pris un aspect réfringent, qui témoigne de leur prochaine destruction. Le noyau femelle, ovoïde, possède plusieurs nucléoles inégaux et une charpente chromatique à replis très délicats.

Dès qu'il est arrivé dans l'oosphère, le noyau mâle commence à grossir et à prendre insensiblement les caractères morphologiques d'un noyau au repos; un ou plusieurs nucléoles apparaissent dans son réseau chromatique. Accolé au noyau femelle, il doit, d'après mes expériences, mettre plusieurs jours à acquérir sa taille définitive. En général, son volume n'atteint pas exactement celui du noyau femelle; quelquefois pourtant, je l'ai vu presque aussi gros que ce dernier au moment de l'entrée en division (fig. 81). Il en résulte que, quelle que soit sa position au contact du noyau femelle, cette différence permet ordinairement de l'en distinguer facilement; en outre, comme sa charpente est toujours un peu plus dense et plus chromatique, alors qu'on ne pourrait apercevoir la membrane commune qui sépare les faces aplaties des deux noyaux sexuels, il n'y aurait à cet égard aucune difficulté. La limite commune des noyaux est surtout bien visible quand ils ont été fixés par le liquide de Flemming ou par le sublimé; l'alcool absolu suffit même à la faire reconnaître dans la plupart des cas lorsqu'on colore à l'hématoxyline.

Dans mon travail de 1889, j'ai fait remarquer que la différence d'aspect qui vient d'être indiquée entre le noyau mâle et le noyau femelle n'autorise pas à conclure que le

premier est plus riche en chromatine que le second ; et, à ce sujet, M. Strasburger (1) est d'avis que la manière de voir de M. E. Zacharias (2) n'est pas suffisamment fondée. Ce dernier auteur a cru pouvoir, en effet, déduire de ses observations sur la composition chimique des éléments sexuels que le noyau femelle renferme très peu de nucléine, tandis que le noyau mâle, végétal ou animal, est formé presque uniquement par cette substance.

Or, si le noyau mâle se colore plus vivement par les réactifs de la nucléine, c'est parce qu'on le trouve presque toujours plus petit que le noyau femelle ; mais, quand on l'examine au moment de l'entrée en division, on constate que ses segments chromatiques ne sont ni plus longs, ni plus épais que ceux de l'autre noyau et que, bientôt, aucun réactif ne permet de les distinguer de ceux qui proviennent du noyau femelle ; de sorte que, si l'on compare les deux noyaux à des états réellement comparables, on n'observe à cet égard aucune différence.

On voit parfois dans le protoplasme de l'oosphère, au voisinage des deux noyaux sexuels accolés, un autre noyau ressemblant beaucoup au noyau mâle par sa grosseur et par ses réactions. C'est le cas de la figure 18 de mon premier Mémoire, dans laquelle la résorption des noyaux des synergides est déjà fort avancée, bien que le contour de ces deux cellules soit encore reconnaissable. Le noyau en question n'est autre que le second noyau générateur, qui a suivi de très près le premier et qui a pris peu à peu dans l'oosphère les mêmes caractères morphologiques que lui, sans toutefois s'unir au noyau femelle.

Comme, en raison des faits exposés précédemment touchant le mode de formation des noyaux générateurs, rien ne permet de dire que ces noyaux ne sont pas équivalents au moment où ils arrivent au contact du sac embryonnaire, on conçoit qu'ils puissent l'un et l'autre remplir le même rôle et

(1) *Ueber Kern-und Zelltheilung*, 1888, p. 235.
(2) *Bot. Zeit.*, 1887, p. 354.

s'unir au noyau femelle. Cette union, d'ailleurs exceptionnelle, a été vue par M. Strasburger dans le *Monotropa* (1). D'autre part, on sait que chez les animaux, plusieurs spermatozoïdes pénètrent parfois dans l'œuf, mais en provoquant généralement des anomalies de développement.

Quant à la raison d'être de deux cellules génératrices dans le tube pollinique, il faut reconnaître qu'elle n'est pas parfaitement claire, puisque, chez les Angiospermes, le sac embryonnaire ne renferme qu'une oosphère à féconder. En supposant que leur formation ait pour but de diminuer la masse du noyau primitif et d'équilibrer les noyaux mâle et femelle qui doivent s'unir, il n'en resterait pas moins encore sur ce point une certaine obscurité. S'il était démontré que ces noyaux ne sont pas équivalents, on comprendrait que la division qui leur donne naissance fût nécessaire pour la différenciation du noyau mâle; mais l'observation directe ne permet pas de constater entre eux de différences morphologiques. Quand le noyau primitif du grain de pollen se divise pour donner le noyau végétatif et le noyau générateur, la division se fait bien suivant le processus normal; mais, presque aussitôt après leur formation, les deux noyaux se différencient très nettement l'un par rapport à l'autre, et le même fait, on l'a vu, se manifeste aussi après la division du noyau primaire du sac embryonnaire. Dans le tube pollinique, au contraire, rien n'indique une semblable différence entre les noyaux générateurs.

L'espace de temps qui s'écoule entre l'arrivée du noyau mâle au contact du noyau femelle et l'entrée en division de la masse nucléaire commune est assez long pour qu'on puisse suivre facilement tous les changements par lesquels passe le noyau mâle.

Après avoir pris, comme on l'a vu, l'aspect d'un noyau ordinaire et atteint un certain volume, un peu moindre en général que celui du noyau femelle, le noyau mâle commence

(1) *Befrucht. und Zelltheil.*, pl. IV, fig. 130.

à épaissir les replis de sa charpente chromatique; le nucléole unique ou les nucléoles qui s'étaient formés se résorbent. Toutefois, malgré l'aplatissement des noyaux sexuels l'un contre l'autre, on reconnaît entre leurs charpentes chromatiques une ligne de démarcation, et, même après la disparition des nucléoles dans l'un et dans l'autre, cette limite est encore visible. La figure 81, dessinée à un assez fort grossissement et où les sphères directrices se trouvent dans la position qu'elles occupent ordinairement, représente l'aspect des noyaux peu de temps avant la contraction de leurs éléments chromatiques. On remarque aussi, à ce stade, que la fusion des deux sphères directrices de chaque paire n'a pas encore eu lieu ou qu'elle n'est tout au moins pas complète.

Bientôt les enveloppes nucléaires disparaissent, mais le contour primitif des deux noyaux formant la masse commune se reconnaît encore à la périphérie. Les sucs nucléaires peuvent alors se mélanger, sans qu'il soit possible d'affirmer qu'aucun échange de substances solubles ne s'est produit antérieurement entre les deux noyaux. Mais aucune fusion ne se produit entre leurs éléments chromatiques figurés.

Plusieurs fois, j'ai pu distinguer les deux groupes chromatiques du noyau mâle et du noyau femelle l'un à côté de l'autre. Celui qui appartenait au noyau mâle était un peu plus colorable que l'autre. A cet état, les segments chromatiques, dont on voyait quelques bouts libres dépasser çà et là le contour primitif des noyaux, ne pouvaient pas encore être comptés.

A partir de ce stade, la contraction et, par suite, l'épaississement continuant à s'effectuer, les segments s'orientent pour former une plaque nucléaire, en même temps qu'apparaît un fuseau achromatique dirigé parallèlement au grand axe de l'œuf (fig. 83). Au-dessus du fuseau, ou parfois sur les côtés, se trouvent une ou deux grandes vacuoles.

Dans la figure 83, l'orientation des segments de chaque côté du plan équatorial est à peu près achevée et il est

possible d'en apprécier exactement le nombre, qui est de 24. Un peu plus tard, quand la plaque nucléaire est sur le point de se diviser, malgré leur position et leur inflexion dans plusieurs plans, leur numération ne laisse aucune incertitude, et j'ai pu la faire dans un assez grand nombre de cas. D'ailleurs, on arrive à lever tous les doutes en comprimant avec précaution la plaque nucléaire de façon à les écarter les uns des autres, comme dans la figure 84.

On trouve donc dans le noyau de l'œuf en voie de segmentation 24 segments chromatiques, et, comme il a été prouvé antérieurement que le noyau mâle et le noyau femelle en renfermaient chacun 12, il en résulte que la fécondation se produit avec un apport égal de part et d'autre. En outre, quand la plaque nucléaire est formée, on ne remarque ni dans la longueur, ni dans l'épaisseur, ni dans le pouvoir chromatique des segments aucune différence qui permette de distinguer ceux qui proviennent du noyau mâle de ceux qui dérivent du noyau femelle. Il importe peu, d'ailleurs, que leur disposition varie et qu'ils soient ou non répartis symétriquement et à nombre égal de chaque côté du plan équatorial, puisque les deux moitiés ou segments secondaires, nés du dédoublement d'un segment primaire, se rendront toujours, en sens inverse, chacun à l'un des pôles du fuseau, pour concourir à la formation des deux premiers noyaux embryonnaires.

Comme les deux noyaux sexuels, avant le début de la division, sont parfois situés l'un au-desssus de l'autre, le grand axe de l'oosphère étant vertical, on peut supposer que la moitié supérieure de la plaque est formée par l'un d'eux et la moitié inférieure par l'autre, la première dérivant du noyau mâle, la seconde du noyau femelle.

Plus souvent, comme on l'a fait remarquer, les noyaux sont placés dans un même plan horizontal et dans ce cas il y aurait, de chaque coté du plan équatorial de la plaque, un nombre à peu près égal de segments chromatiques mâles et femelles : c'est ce qui paraît devoir exister pour la figure 81,

où le groupe chromatique de gauche appartient au noyau mâle et celui de droite au noyau femelle. Mais, pendant leur orientation, les segments dérivés de l'un ou de l'autre noyau ne laissant plus reconnaître leur origine et offrant des déplacements variés, leur disposition relative devient méconnaissable.

Remarquons aussi que le dédoublement longitudinal se manifeste déjà dans chaque segment primaire dès l'instant où les segments apparaissent libres, avant leur orientation en plaque nucléaire. Mais, conformément à la règle générale, leurs moitiés ne se séparent l'une de l'autre qu'après la constitution de la plaque.

La fusion des deux sphères directrices, d'origine différente pour chaque paire, ayant lieu avant la constitution du fuseau achromatique, il en résulte une sphère unique pourvue d'un *seul* centrosome et d'un volume double de celui de l'une des sphères primitives. C'est seulement après cette fusion que les asters semblent pouvoir apparaître et déterminer la formation des fils du fuseau. La figure 83 représente les sphères telles que j'ai pu les trouver dans mes nouvelles observations ; et bien que je ne les ai pas aperçues dans mes recherches de 1889, et qu'elles ne soient par conséquent pas indiquées dans les figures 29, 30 et 31 de mon premier Mémoire, l'irradiation du cytoplasme aux pôles du fuseau ne m'avait pas échappé (voir surtout fig. 30).

On remarquera que la plaque nucléaire de l'œuf fécondé ne ressemble pas à celle d'un noyau sexuel, mais à celle d'un noyau végétatif. La séparation et le transport aux pôles des segments secondaires suit la marche normale. Cette séparation est très avancée dans la figure 85, où les segments secondaires ne sont plus unis deux à deux qu'à l'extrémité tournée vers la périphérie et la plus éloignée par conséquent du centre de la figure. En suivant la direction des fils achromatiques du fuseau, les deux groupes de segments secondaires vont ainsi donner naissance aux deux premiers noyaux de l'embryon, qui comprendront chacun, comme le noyau

de l'œuf, 24 segments chromatiques. Après leur arrivée aux pôles, une cloison cellulosique se forme à l'équateur de la figure, sur le trajet des fils connectifs, et divise l'œuf en deux cellules embryonnaires toujours superposées et inégales, l'inférieure étant la plus petite.

Ainsi, la fécondation a pour résultat essentiel de *doubler le nombre des segments chromatiques* dans le premier noyau de segmentation, comparé aux noyaux sexuels du tube pollinique et de l'oosphère.

Dans les divisions ultérieures, tout au moins quand l'embryon est encore jeune, on compte aussi 24 segments dans les noyaux (fig. 86 et 87). Même lorsque l'embryon avait déjà différencié son cotylédon et que l'albumen remplissait entièrement le sac embryonnaire, les figures de division, observées par moi en 1889, présentaient également le même nombre de segments chromatiques et je m'étais alors posé la question de savoir à quel moment et comment se fait la réduction numérique des segments nucléaires; question résolue aujourd'hui par les observations exposées précédemment (1).

(1) Dans un travail récent qui m'est parvenu, grâce à l'obligeance de l'auteur, après la rédaction du présent Mémoire, M. Overton étudie la fécondation chez le *Lilium Martagon*, sans toutefois mentionner les recherches assez détaillées que j'ai publiées sur cette même plante dans les actes du Congrès botanique de 1889 (*Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsproducte bei Lilium Martagon*, 11 pages in-folio avec 1 planche; Zürich, 1891).

M. Overton ne décrit pas la formation des grains de pollen, parce que les résultats qu'il a obtenus sont conformes à ceux que M. Strasburger avait fait connaître chez le *Fritillaria persica*. En 1884, j'avais précisément pris pour premier exemple, dans mes études sur la division du noyau, les cellules mères polliniques du *Lilium Martagon* et signalé la présence constante, dans la plaque nucléaire de toutes les divisions, de 12 bâtonnets chromatiques.

En ce qui concerne le sac embryonnaire, l'auteur confirme mes observations de 1885 sur le nombre des segments dans les noyaux de l'oosphère et des synergides. Mais il pense qu'avant la différenciation du sac embryonnaire les noyaux du jeune nucelle offrent de 16 à 20 segments chromatiques. Je montre, au contraire, dans la planche I de mon nouveau travail, qu'on peut facilement en compter 24. M. Overton n'a pas pu voir le noyau primaire du sac en division; toutefois, en ce qui concerne l'inégalité que

Examinons maintenant les phénomènes qui accompagnent la fécondation et qui se passent en dehors de l'oosphère.

§ 3. — FORMATION DE L'ALBUMEN.

Les phénomènes qui se passent dans le sac embryonnaire après la pénétration de la cellule mâle dans l'oosphère consistent dans la formation de l'albumen. La description que j'en ai donnée dans mes recherches antérieures comporte de nouveaux détails rendus nécessaires par la découverte des sphères directrices.

Après avoir indiqué ce qui se passe dans le Lis, je ferai connaître les faits observés dans d'autres plantes, telles que le *Leucoium* et le *Galanthus*, qui méritent une mention spéciale.

On a vu précédemment comment, chez le *Lilium Martagon*, les deux noyaux polaires se réunissent en fusionnant leurs sphères directrices deux à deux (fig. 70 à 73), pour former le noyau secondaire du sac embryonnaire dont la division produit, comme on sait, les noyaux de l'albumen. L'union de ces deux noyaux n'est pas sans rappeler, chez le Lis, ce qui

j'avais signalée dans le nombre des segments chromatiques des deux premiers noyaux qui en dérivent, au moment où ils entrent en division, inégalité qui avait paru d'abord peu vraisemblable à quelques auteurs, il reconnaît que mes observations étaient parfaitement exactes. Il n'a pas été assez heureux pour observer le noyau de l'œuf en division.

Quant à l'union des deux noyaux sexuels mâle et femelle, les résultats de l'auteur concordent avec ceux qui sont consignés dans mes recherches de 1889. Tout en admettant, d'autre part, que le noyau de l'œuf en division renferme, comme je l'ai fait connaître, 24 segments chromatiques, il est d'avis que, même dans les premières cellules de l'embryon, ce nombre diminue et varie de 16 à 20. Sur ce point, j'ai déjà fait remarquer en 1889, que, même dans des embryons assez développés, on retrouve les 24 segments dans les noyaux en division.

M. Overton signale aussi des cas de polyembryonie due au développement des synergides fécondées en même temps que l'oosphère par des tubes polliniques. Ce fait n'a rien d'étonnant, puisqu'on connaît des exemples analogues chez d'autres plantes. J'ai, en effet, montré que chez quelques Mimosées, les synergides peuvent donner naissance à des embryons dont l'origine est toute différente de celle que M. Strasburger a décrite dans son travail sur la polyembryonie (*Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses*, p. 55, 1882).

se passe pour les noyaux sexuels : en effet, ils ne forment pour ainsi dire jamais une masse sphérique, et leur surface de contact reste longtemps visible ; parfois même on la reconnaît encore au moment où la première phase de la division se manifeste.

La soudure et la fusion deux à deux des sphères directrices accompagnant respectivement les noyaux polaires sont plus faciles à distinguer que dans l'oosphère fécondée.

En général, l'union des deux noyaux polaires précède de très peu la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère : il arrive même de temps en temps qu'elle ne fait que commencer lorsqu'il traverse l'extrémité du tube pollinique. Mais, quels que soient le degré de cette union et l'aspect extérieur de la masse nucléaire constituant le noyau secondaire, la division de ce dernier commence dès que le noyau mâle pénètre dans l'oosphère. Le phénomène est d'une constance remarquable. Comment l'influence immédiate de cette pénétration s'exerce-t-elle sur le noyau secondaire ou sur le protoplasme qui l'entoure ? C'est ce qui échappe à l'observation directe. On reviendra plus loin sur cette question.

Dans le sac embryonnaire qui renfermait l'appareil sexuel représenté dans la figure 75, où le noyau mâle n'a pas encore rejoint le noyau femelle, le noyau secondaire était déjà en division. Il en est de même dans la figure 77, où le noyau mâle est accolé depuis peu de temps au noyau femelle. Dans la figure 79, le noyau mâle n'a pas non plus atteint sa grosseur définitive au contact du noyau de l'oosphère, et pourtant les deux premiers noyaux de l'albumen se subdivisent déjà l'un et l'autre. Dans d'autres cas, on en trouve déjà quatre au moment où la différenciation du noyau mâle est achevée ; une fois seulement, j'ai constaté un certain retard dans la division du noyau secondaire, et j'ai tout lieu de croire qu'il était dû à cette circonstance, que les noyaux polaires, au moment de la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère, venaient seulement de se rejoindre. Dans ce dernier cas, d'ailleurs, le noyau

mâle était encore assez petit, et pourtant le noyau secondaire, formé de deux masses inégales, offrait déjà les premiers symptômes de la division, caractérisés par la contraction des éléments chromatiques. Dans un autre exemple, les deux noyaux polaires accolés présentaient le stade du peloton, tout en étant distincts l'un de l'autre : phénomène qui rappelle ce qui se passe au moment de la division du noyau de l'œuf.

La figure 82 représente un sac embryonnaire dans lequel le noyau de l'œuf offre le stade de la plaque nucléaire et où il existe huit noyaux d'albumen. Assez souvent même, on trouve huit noyaux à un stade moins avancé de la division du noyau de l'œuf.

Un caractère qu'il importe de noter, quant à la division des noyaux de l'albumen, consiste dans la variation du nombre de leurs segments chromatiques. Ce fait pouvait être prévu, si l'on se rappelle que, pendant la formation des noyaux dans le sac embryonnaire, avant la constitution définitive de l'appareil sexuel, une différence très marquée, se manifeste, aussitôt après la division du noyau primaire, entre le groupe du sommet et celui de la base. Le noyau polaire inférieur devient lui-même beaucoup plus volumineux et plus chromatique que ceux des antipodes, et une inégalité analogue, quoique moins prononcée, se remarque également entre le noyau polaire supérieur et les noyaux de l'oosphère et des synergides. La masse double qui doit former le noyau secondaire du sac embryonnaire comprendra donc toujours un plus grand nombre de segments que le noyau de l'œuf; de plus, ce nombre variera nécessairement dans certaines limites, non seulement dans le noyau secondaire lui-même, mais encore dans les noyaux d'albumen auxquels il donnera naissance. Pour le premier, j'ai compté dans l'ensemble des cas observés de 40 à 48 segments chromatiques; pour ses dérivés, le nombre diminue, tout en restant supérieur à celui qu'on rencontre dans les noyaux des tissus de l'ovule et des autres organes de la plante. Il diffère d'ailleurs souvent dans les

cellules contemporaines appartenant à un même albumen; quand il y a seize noyaux formés, il peut descendre de 40 à 30. La figure 77 représente un noyau secondaire dont la plaque est formée d'environ 40 segments déjà orientés de chaque côté du plan équatorial, mais n'offrant pas encore le maximum de contraction et d'épaississement qui précède immédiatement leur division longitudinale.

La variation dans le nombre des segments chromatiques, que nous avons rencontrée dans les noyaux du sac embryonnaire autres que ceux qui constituent l'appareil sexuel et en particulier l'oosphère, constitue, comme on peut déjà le pressentir, un argument en faveur de l'opinion que les segments chromatiques ne restent pas distincts et autonomes dans le noyau au repos, contrairement à l'hypothèse qui semble aujourd'hui le plus en faveur. Aussi l'examinerons-nous de plus près dans une autre partie de ce travail.

Dans le Lis, les noyaux qui sont l'origine de l'albumen se répartissent d'une façon régulière sur toute la paroi du sac embryonnaire et se multiplient par division simultanée jusqu'à la formation des cloisons cellulaires. Ces dernières apparaissent, comme on sait, sur le trajet de fils protoplasmiques qui relient, à un moment donné, les noyaux les uns aux autres.

Pendant l'état de repos, les sphères sont très difficiles à mettre en évidence; elles ne se montrent pas entourées de stries protoplasmiques et restent, probablement dans la majorité des cas, accolées au noyau. Au moment de la formation des cloisons, on ne remarque aucune relation spéciale entre elles et l'apparition des fils protoplasmiques tendus entre les noyaux; elles n'ont, apparemment, aucune influence sur ce dernier phénomène.

Après la naissance des cloisons, chaque cellule ne renferme ordinairement, dans le Lis et la Fritillaire, comme dans beaucoup d'autres cas, qu'un seul noyau, dont la division est immédiatement suivie du cloisonnement de la cellule. Les sphères occupent d'abord la dépression polaire des

deux nouveaux noyaux et sont entourées de très nombreuses stries cytoplasmiques (fig. 98 à 100); pendant la reconstitution des noyaux, elles sont plus ou moins masquées par les éléments chromatiques, dont quelques-uns s'avancent parfois entre elles au delà du pôle (fig. 98). Lorsque les noyaux ont pris une forme ovoïde, les sphères sont souvent comme nichées dans une dépression et plus ou moins écartées l'une de l'autre (fig. 101).

Si l'on étudie par comparaison la formation de l'albumen chez le *Leucoium* et le *Galanthus*, on remarque que l'apparition des cloisons sur la paroi du sac embryonnaire est beaucoup plus tardive. Le sac s'agrandit d'abord considérablement, et les noyaux libres sont très rapprochés les uns des autres, surtout à la base du sac (fig. 95). La formation des cloisons est très irrégulière, en ce sens qu'un nombre variable de noyaux sont englobés par elles, de sorte qu'une seule cellule peut en renfermer de dix à douze. Il ne semble pas que ces noyaux se fusionnent plus tard, comme dans le cas du *Corydalis cava*, étudié par M. Strasburger (1); à un moment donné, ils se divisent simultanément et leur bipartition est suivie de la formation également simultanée de cloisons multiples dans chacune des grandes cellules primitives. Dans la partie supérieure du sac embryonnaire, les premières cellules formées n'ont, au contraire, pour la plupart, qu'un seul noyau, parce que la distance qui sépare les noyaux les uns des autres est plus grande qu'à la base du sac. La figure 89 représente les fils assez épais sur le trajet desquels apparaîtront les cloisons; elle montre aussi que les sphères directrices n'ont pas avec eux de relation spéciale, puisqu'ils se sont formés aussi bien sur les côtés qui sont éloignés des sphères que sur ceux où elles se trouvent.

Avant l'apparition des premières cloisons, lorsque les noyaux se multiplient et restent libres sur la paroi, on rencontre assez souvent des figures de division particulières,

(1) *Zellbildung und Zelltheilung*, p. 25.

caractérisées par la formation de fuseaux multipolaires, dont l'origine est en rapport avec la position et le nombre des sphères directrices qui exercent leur action sur un même noyau. Dans un même sac embryonnaire, le nombre de ces figures anormales est très variable. En général, on les trouve disséminées entre les autres noyaux, dont la division suit la marche normale. La figure 96 représente une partie du sac embryonnaire du *Leucoium vernum* avec six noyaux en division, parmi lesquels se trouve une figure tripolaire. Les membranes nucléaires ont disparu, les segments chromatiques commencent à s'orienter sous l'influence des fils achromatiques qui partent des sphères. L'un des fuseaux, d'aspect normal, montre une plaque nucléaire entièrement constituée; à côté, les sphères de plusieurs autres fuseaux en voie de formation n'ont pas encore pris leur position définitive.

Dans les figures 91 à 93, on a représenté, à un assez fort grossissement, quatre noyaux empruntés à un autre sac embryonnaire et situés dans le voisinage les uns des autres. Encore entourés par la membrane nucléaire, les éléments chromatiques présentent le même aspect; cependant, le noyau de la figure 93 a encore ses deux sphères au contact de la membrane, tandis que les fuseaux ont déjà commencé à se former en dehors des autres noyaux. Les fuseaux, dans la préparation qui a fourni ces figures, étaient pour la plupart bipolaires; mais on remarquait, pour plusieurs, une différence sensible dans la distance séparant les noyaux de leurs sphères respectives. Outre les figures tripolaires, il en existait même quelques-unes avec quatre pôles et quatre demi-fuseaux situés dans des plans différents.

L'existence de ces figures de divisions anormales est suffisamment connue aujourd'hui pour qu'il soit inutile d'insister sur les détails qu'elles présentent aux divers stades de la karyokinèse. M. Strasburger (1), le premier, les a décrites

(1) *Ueber Kern-und Zelltheilung*, p. 104, 1888.

et figurées dans le *Leucoium*, mais sans apercevoir les sphères directrices. Elles ont été aussi remarquées par divers auteurs (1) dans les tissus animaux pathologiques et dans les œufs fécondés par plusieurs spermatozoïdes. En les observant récemment dans le parablaste de la Truite (lequel est un tissu nutritif comparable à l'albumen des végétaux), M. Henneguy (2) a spécialement porté son attention sur le rôle des sphères.

« A côté de divisions indirectes normales, dit M. Henneguy, on trouve dans le parablaste des figures multipolaires semblables à celles observées dans les tumeurs épithéliales par les anatomo-pathologistes. Les unes sont constituées par trois ou quatre demi-fuseaux achromatiques en rapport avec une plaque équatoriale étoilée; d'autres sont formées par deux, trois ou quatre fuseaux achromatiques, ayant un centre commun et présentant chacun une plaque équatoriale indépendante. Les premières proviennent de noyaux pourvus de trois ou quatre sphères attractives et aboutissent à la formation de trois ou quatre noyaux filles; les secondes représentent la métaphase de la division indirecte, simultanée, de deux, trois ou quatre noyaux, sur l'ensemble desquels n'agissent que trois, quatre ou cinq sphères attractives, l'une de ces sphères occupant le centre du groupe formé par ces noyaux et étant commune à ces noyaux.

« Dans les groupes de fuseaux achromatiques ayant une sphère attractive commune, les plaques équatoriales sont plus rapprochées des sphères attractives indépendantes que de la sphère attractive commune, l'action de celle-ci se trouvant partagée et les chromosomes étant plus fortement attirés vers les centres intacts.

« Les noyaux étant irrégulièrement distribués dans la couche protoplasmique du parablaste, il arrive souvent que

(1) Notamment par MM. Arnold, Martin, Siegenbeck von Heuckelorn, Cornil, Schottlander; voir aussi Borel (Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biologie, 11 janv. 1890 et 5 juin 1891).

(2) F. Henneguy, *Sur le rôle des sphères attractives dans la division indirecte des noyaux* (Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biologie, 13 juin 1891).

deux systèmes achromatiques réguliers, c'est-à-dire pour vus chacun de deux sphères attractives, soient placés dans le voisinage l'un de l'autre et dans une position quelconque. On peut voir, par exemple, un fuseau A, faisant à peu près un angle droit avec un fuseau B, de telle sorte que l'une de ses sphères attractives *a*, soit à peu de distance du milieu du fuseau B. Dans ce cas, pendant l'anaphase, on constate que, tandis que dans le fuseau A les dyasters sont réguliers, avec leurs chromosomes à égale distance des sphères attractives *a* et *a'*, dans le fuseau B les chromosomes des dyasters tont disposés suivant des lignes convergentes figurent un V. dont le sommet est vis-à-vis la sphère attractive *a;* un certain nombre de chromosomes sont même dirigés vers cette sphère et sont pour ainsi dire arrachés au système B. La sphère attractive *a* agit donc à la fois comme centre d'attraction normal dans le système A, et comme centre d'attraction perturbateur sur le système B, dont elle retient les chromosomes les plus voisins, tandis que les chromosomes situés sur le côté opposé du fuseau sont normalement attirés par leurs sphères *b* et *b* . »

Il résulte de ces faits que, si normalement deux sphères agissent sur un même noyau, le nombre de ces sphères peut être supérieur à deux : dans ce cas, il se produit une figure multipolaire qui aboutit à la formation d'autant de noyaux filles qu'il y avait de sphères attractives. Une même sphère attractive peut exercer son action sur plusieurs noyaux à la fois. M. Henneguy ajoute, en outre, que les sphères se multiplient par division ou se fusionnent entre elles et peuvent réagir les unes sur les autres.

Bien que je n'aie pas été assez heureux pour observer dans les détails des phénomènes complètement identiques à ceux qui viennent d'être mentionnés quant à l'action exercée par une même sphère sur plusieurs noyaux, il n'est pas douteux qu'on doive aussi les rencontrer chez les plantes. Dans les préparations de *Leucoium* que j'ai eues sous les yeux au cours de la karyokinèse, les noyaux se trouvaient trop

éloignés les uns des autres pour qu'une seule sphère pût agir à la fois sur deux ou plusieurs d'entre eux, comme dans les cas observés par M. Henneguy.

La figure 92 montre qu'un même noyau peut être accompagné de plus de deux sphères. Quand il en est ainsi, à quel moment les sphères se forment-elles? Est-ce pendant la karyokinèse, ou seulement plus tard, lorsque le noyau va entrer en division? C'est ce que je ne saurais dire. Dans un cas (fig. 90), j'ai aperçu, presque à égale distance de deux noyaux encore à l'état de repos, deux sphères adjacentes l'une à l'autre. Comme on n'en voyait pas d'autres dans le voisinage du noyau le plus rapproché d'elles, elles représentaient, selon toute apparence, le couple de sphères formées pendant la division nucléaire.

§ 4. — COMPARAISON AVEC D'AUTRES EXEMPLES.

Si intéressant qu'il soit à tous égards, l'exemple du *Lilium* ne donnerait qu'une notion incomplète des phénomènes morphologiques de la fécondation, sans la connaissance des modifications qu'elle présente dans son accomplissement chez d'autres plantes; car, s'il en est plusieurs, parmi ces dernières, qui ressemblent entièrement au Lis, il en est aussi d'autres qui se comportent d'une façon toute différente, surtout au point de vue de l'union des noyaux sexuels. Aussi faut-il rappeler les faits que j'ai mentionnés en 1889.

Dans le *Fritillaria Meleagris*, le noyau mâle offre comme celui du Lis, 12 segments chromatiques au moment où il se forme dans le tube pollinique; ce qui pouvait être prévu, puisqu'il résulte des observations de M. Strasburger sur les cellules mères de pollen du *Fritillaria imperialis* que le même nombre se rencontre dans leurs noyaux en division.

On retrouve également ce même nombre dans le noyau de l'oosphère. Le développement du sac embryonnaire ressemble d'ailleurs complètement à celui qui a été décrit chez le *Lilium:* mêmes caractères dans la différenciation des

huit noyaux jusqu'à la constitution définitive de l'appareil sexuel, même inégalité de volume entre les noyaux du groupe supérieur et ceux du groupe inférieur. (Voir la figure 35 de mon premier Mémoire.)

Le tube pollinique arrivé sur le sac embryonnaire livre passage au noyau mâle, qui va directement s'accoler au noyau femelle; le second noyau générateur reste ordinairement dans l'extrémité du tube. Souvent, l'une des synergydes demeure intacte jusqu'à une période assez rapprochée de la division de l'œuf, à côté de sa voisine, dont le noyau se désorganise dès que le tube pollinique a rempli sa fonction.

Le noyau mâle grossit peu à peu au contact du noyau de l'oosphère en revêtant les mêmes caractères que chez le Lis; puis il atteint sensiblement la même grosseur que le noyau femelle, sans cesser de pouvoir en être distingué jusqu'au premier stade de la division (*ibid*, fig. 37 à gauche).

Lorsque la plaque nucléaire est formée, on y compte 24 segments chromatiques, comme j'ai pu le constater en comprimant avec précaution la plaque nucléaire, de façon à rendre la numération plus facile. Chaque segment se montre formé, comme à l'ordinaire, de deux moitiés accolées.

Les phénomènes ultérieurs observés dans l'œuf sont analogues à ceux qui ont été mentionnés chez le *Lilium*. De même, on trouve presque toujours huit noyaux d'albumen dans le sac embryonnaire au moment où le noyau de l'œuf est en voie de division.

Le *Muscari comosum*, l'*Ornithogalum pyrenaicum* présentent les mêmes caractères au point de vue du mode d'union des noyaux sexuels. Mais leur limite commune, déjà moins facile à voir dans la Fritillaire que dans le Lis, est à peine perceptible chez ces deux plantes au moment où commence la contraction des éléments chromatiques. Ils forment d'ailleurs ensemble une masse presque entièrement sphérique. Toutefois, il est des cas où, même après la disparition de la membrane commune et l'apparition de segments distincts, on reconnaît encore l'origine double du noyau de l'œuf.

Mais la distinction du noyau mâle et du noyau femelle n'est possible que pendant un très court espace de temps, car les segments chromatiques de l'un et de l'autre, en se redressant pendant leur contraction se mélangent plus ou moins les uns aux autres dans l'espace correspondant à la zone mentionnée.

L'union des noyaux mâle et femelle est encore plus prononcée quand les membranes nucléaires disparaissent plus tôt et que les nucléoles eux-mêmes se fusionnent. C'est le cas considéré comme général par M. Strasburger, pour lequel, toutefois, la fusion des nucléoles n'a pas nécessairement lieu chez toutes les plantes.

D'après mes observations, il en est ainsi chez l'*Agraphis cernua*, où la lenteur relative de l'union des noyaux mâle et femelle permet de suivre facilement tous les stades de cette union. Le noyau mâle encore très petit peut déjà posséder un nucléole avant d'être largement accolé au noyau femelle (fig. 40 du Mémoire cité). Plus tard, on le reconnaît encore très facilement à son aspect plus chromatique et à la différence de grosseur de son nucléole ou de ses deux ou trois nucléoles, comparée à celui du noyau femelle (*loc. cit.*, fig. 41). Finalement, toute distinction devient impossible : on ne trouve plus ordinairement qu'un seul nucléole volumineux (*loc. cit.*, fig. 42).

Dans cet exemple, on observe déjà huit noyaux d'albumen sur les parois du sac embryonnaire, avant la fusion des cavités des noyaux sexuels.

Quant au nombre des segments chromatiques appartenant au noyau mâle et au noyau femelle, je n'ai pas réussi à obtenir des préparations permettant de les compter avec certitude.

J'ai été plus heureux avec l'*Altrœmeria psittacina*, qui méritait à cet égard une attention particulière.

En effet, mes recherches antérieures (1) ayant montré que

(1) *Nouvelles recherches sur le noyau*, etc., p. 40.

dans cette Amaryllidée, les noyaux des cellules mères du pollen offrent toujours 8 segments chromatiques, il était intéressant de savoir si les noyaux de l'appareil femelle sont exactement comparables sous ce rapport à ceux de l'organe mâle. Malgré les difficultés de l'étude, dans ce cas spécial, je suis arrivé à reconnaître, d'une part, que le nombre observé dans les cellules mères polliniques se continue jusque dans le noyau mâle, d'autre part que le noyau primaire du sac embryonnaire possède aussi 8 segments qu'on retrouve chez ses descendants dans l'appareil femelle et, par suite, dans le noyau de l'oosphère.

Après la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère, il arrive très fréquemment que l'une des synergides, non seulement persiste comme dans la Fritillaire, mais encore s'accroît au point de devenir aussi grosse que l'œuf; comme ce dernier, elle s'entoure d'une membrane cellulosique, mais elle ne possède pas de vacuole dans sa partie supérieure (fig. 44 du Mémoire cité).

Dans l'oosphère, l'union des noyaux sexuels présente les mêmes caractères que chez l'*Agraphis*. La fusion porte à la fois sur les cavités nucléaires et sur les nucléoles, avant l'entrée en division. La plaque nucléaire est formée de 16 segments chromatiques plus courts et moins semblables entre eux que dans le Lis ou la Fritillaire; c'est surtout au stade de la séparation des segments secondaires qu'on peut le plus facilement les compter. Dans les figures 45 et 46 (*ibid.*), on voit quelques-uns de ces segments secondaires encore incomplètement isolés à l'équateur; leur nombre total est de 16 dans chacun des deux groupes. Par conséquent, dans le cas actuel, comme dans ceux qui précèdent, le nombre des segments primaires, de même que celui des segments secondaires, est exactement le double de celui que renfermaient d'une part le noyau mâle, d'autre part le noyau femelle.

Un résultat semblable découle des observations dont plusieurs espèces d'*Allium* ont été l'objet. Le fait mentionné

jadis dans mes recherches (1), que les noyaux des cellules mères du pollen en division renferment toujours 8 segments chromatiques, a conduit M. Strasburger à rechercher si le même nombre n'existerait pas aussi dans le noyau primaire du sac embryonnaire (2). Or, il a constaté qu'il en est ainsi dans l'*Allium fistulosum*, chez lequel le fuseau nucléaire, avec sa plaque, rappelle entièrement celui que j'avais figuré pour le pollen de la même plante. Si j'ajoute que j'ai compté 16 segments chromatiques dans le noyau de l'œuf en division, on aura la preuve complète d'uu apport égal de segments mâles et femelles au moment de la fécondation.

Dans l'*Iris desertorum* (3), on peut suivre assez facilement tous les changements morphologiques présentés par le noyau mâle arrivé dans l'oosphère. Très petit au moment où il vient s'accoler au noyau femelle, il devient finalement presque aussi gros que ce dernier, tout en restant distinct jusqu'aux premiers indices de la division. La figure 48 (Mémoire cité) permet de remarquer que, si le tube pollinique parvient directement sur l'oosphère, les deux synergides peuvent conserver plus longtemps qu'à l'ordinaire leur aspect normal ; elle montre, en outre, que le noyau secondaire du sac embryonnaire se divise, comme on l'a vu pour les autres cas, avant le noyau de l'œuf. Dans la plaque nucléaire de ce dernier, je crois avoir compté 16 segments chromatiques, sans pouvoir toutefois être absolument affirmatif, parce que, dans les préparations observées, la séparation des segments secondaires que j'avais sous les yeux

(1) *Recherches sur la structure et la division du noyau*, 1884, p. 40, fig. 31 et 38. — *Nouvelles recherches*, etc., fig. 75.

(2) *Ueber Kern-und Zelltheilung*, p. 242.

(3) En même temps que le travail de M. Overton sur le *Lilium Martagon*, a paru récemment une étude, que M. Dodel a eu l'obligeance de m'adresser, sur la fécondation de l'*Iris sibirica*. Les résultats généraux concordent avec ceux qui sont déjà connus pour d'autres plantes. On peut remarquer que cette espèce offre parfois une polyembryonie due, comme celle qui a été signalée par M. Overton, au développement des synergides (*Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungs erscheinungen bei Iris sibirica;* 15 pages in-fol., avec 3 planches ; Zürich, 1891).

avait déjà commencé et rendait la numération assez difficile.

Ce dernier nombre, mentionné dans mes observations sur les noyaux polliniques du *Listera* et de l'*Epipactis*, parmi les Orchidées, M. Strasburger l'a retrouvé depuis dans les mêmes noyaux chez le *Cypripedium*, ainsi que dans le noyau primaire du sac embryonnaire; de sorte qu'il existe vraisemblablement 16 segments chromatiques dans un assez grand nombre de plantes de cette famille. Mais la différence qu'on observe à cet égard chez les Liliacées, entre le *Lilium* et le *Fritillaria*, par exemple, qui en possèdent 12, et l'*Allium* qui n'en a que 8, montre qu'il faut s'attendre à des variations dans une même famille.

De même encore, il en existe 12, d'après M. Strasburger, soit dans les noyaux polliniques, soit dans le noyau primaire du sac embryonnaire de l'*Helleborus fœtidus*.

Quant à la copulation des noyaux sexuels chez les Renonculacées (*Aconitum*, *Delphinium*), il suffira de jeter les yeux sur les figures 50 et 51 de mon premier Mémoire pour constater qu'elle s'effectue comme dans les exemples cités en dernier lieu.

On voit par ce qui précède que le nombre des segments chromatiques dans le noyau mâle et dans le noyau femelle est le même pour une plante donnée et que, sous ce rapport, les espèces chez lesquelles on a pu les compter conduisent à la même conclusion que le *Lilium Martagon*. Il était à prévoir que l'examen des noyaux végétatifs montrerait également que la réduction du nombre des segments existe également chez ces plantes et qu'elle a lieu d'une façon identique : c'est ce que l'observation m'a permis de constater chez les *Fritillaria*, *Tulipa*, *Allium*, *Alstrœmeria, Listera*, où ce nombre est une fois plus élevé dans les noyaux somatiques que dans les noyaux sexuels.

Il est nécessaire maintenant de rechercher si la différenciation des cellules sexuelles chez les animaux présente des phénomènes analogues à ceux qui existent chez les plantes.

L'attention des zoologistes s'est portée principalement, au début, sur la formation de l'œuf et sur les globules polaires, dont la nature et la signification ont donné lieu à des interprétations variées. Dans ces derniers temps, les découvertes sur la division cellulaire ont permis de préciser la nature morphologique de ces éléments et de reconnaître les homologies qui existent entre les globules polaires et les spermatozoïdes.

En raison des nombreux travaux dont les globules polaires ont été l'objet et des rapports étroits qu'ils offrent avec le phénomène de la fécondation, nous en résumerons d'abord l'histoire assez longue et nous verrons comment leur formation est comparable à celle des spermatozoïdes.

§ 5. — DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DES NOYAUX SEXUELS CHEZ LES ANIMAUX. — GLOBULES POLAIRES ET SPERMATOZOIDES.

On a cru pendant longtemps que, chez les animaux, le noyau ovulaire, ou vésicule germinative, disparaît quelque temps avant la fécondation, après s'être rapproché de la surface de l'œuf. Vis-à-vis l'endroit où cette disparition semblait avoir lieu, nombre d'auteurs avaient aperçu, en dehors de l'œuf, soit une masse granuleuse, soit plusieurs corps bien délimités qu'on soupçonna provenir de la vésicule germinative, sans toutefois en donner la preuve (1).

Leur sortie de la sphère vitelline semble avoir été suivie pour la première fois par Dumortier (2); un peu plus tard, Fr. Müller (3), leur attribuant une influence sur la direction des premiers plans de segmentation de l'œuf fécondé, les appela *vésicules directrices* (*Richtungsbläschen*); il les considérait comme des vésicules creuses. Robin (4) leur donna le nom de

(1) Carus paraît être le premier observateur qui les ait aperçus, en 1824.

(2) Dumortier, *Embryologie des Mollusques* (*Ann. des sc. nat.; Zool.*, 2e série, 1837).

(3) Fr. Müller, *Zur Kenntniss des Furchungsprocess in Schneckeneie* (*Arch. f. Naturgeschichte*, t. I, 1841).

(4) Ch. Robin, *Mémoire sur les globules polaires de l'ovule* (*Journ. de Physiol.*, t. V, p. 149, 1862).

globules polaires. M. Flemming (1), ayant constaté que ce ne sont pas des vésicules creuses, les désigna sous le nom de *Richtungskörper*.

C'est à Löwen (2) que l'on doit d'avoir pour la première fois reconnu leur relation avec la vésicule germinative; mais le savant suédois y voyait l'expulsion du nucléole. Longtemps après, M. Bütschli (3) crut que les corps directeurs représentent la vésicule germinative éliminée de l'œuf sous forme de fuseau.

Le véritable processus du phénomène a été reconnu par M. O. Hertwig (4) et M. Fol (5) qui montrèrent que les globules polaires naissent par division indirecte de la vésicule germinative. Mais sa signification n'en restait pas moins tout à fait obscure. Le seul point généralement admis sans conteste, c'est que la formation des globules polaires n'est pas déterminée par la fécondation.

En effet, ils peuvent être rejetés soit avant, soit après la copulation sexuelle : chez les Mammifères (Hensen, Van Beneden), l'œuf s'en débarrasse déjà dans l'ovaire ; chez les Échinodermes (Fol), ils sont expulsés avant la pénétration du spermatozoïde ; chez la Grenouille (O. Schultze), chez la Lamproie (Kuppfer, Böhm), l'un des globules est éliminé avant, l'autre après cette pénétration; chez l'Ascaride (E. Van Beneden), tous deux sont formés et rejetés après que la copulation sexuelle a eu lieu. Dans tous les cas, l'élimination des globules polaires précède toujours l'acte de la fécondation proprement dite, de quelque manière qu'on le conçoive.

(1) W. Flemming, *Ueber die ersten Entwickelungserscheinungen am Ei der Teichmuschel* (*Arch. f. Mikr. anat.*, t. X, p. 257, 1874).

(2) L. Löwen, *Bidrag till Kännedonnen om utwicklingen af Mollusca Acephala Lamellibranchiata* (*K. Vetensk. Akad. Handl.*, 1848, p. 329).

(3) O. Bütschli, *Vorlaufige Mittheilung über Untersuch. betreffend die ersten Entwicklungsgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken* (*Zeitschr. f. wiss. zool.*, t. XXX, p. 201, 1875).

(4) O. Hertwig, *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies* (*Zweiter Theil, Morph. Jahrb.*, III, p. 1, 1877).

(5) H. Fol, *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux* (*Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. de Genève*, XXVI, p. 89, 1878-79).

Quant à leur nombre, leur valeur morphologique et leur signification, elles ont donné lieu à des opinions variées qu'il importe de rappeler à cause de leurs rapports intimes avec les phénomènes de la fécondation.

1° NOMBRE DES GLOBULES POLAIRES.

En règle générale, le nombre des globules polaires est de deux. Une fois formés, ils sont ordinairement expulsés du vitellus. Mais ce n'est pas toujours le cas; il peuvent être retenus accidentellement dans le vitellus : c'est ce qui arrive chez l'*Ascaris*, d'après les remarques de M. Boveri et de M. Carnoy, quand le fuseau au lieu de se dresser perpendiculairement à la surface de l'œuf, prend par rapport à elle une direction oblique ou même tangentielle. On comprend alors qu'il n'y ait pas de raison pour que la moitié du fuseau et les éléments chromatiques sortent du vitellus. Dans nombre d'espèces animales, la rétention des globules polaires à l'intérieur de l'œuf paraît normale et constante.

Dans ces dernières années, MM. Weissmann et Ischikawa (1) et surtout M. Blochmann (2), étudiant la formation des globules polaires chez les Insectes, ont constaté que les œufs parthénogénétiques (qui subissent un développement embryonnaire sans le concours d'un spermatozoïde) ne produisent qu'un seul corpuscule polaire. Comme les œufs des espèces animales, au nombre de 66 jusqu'ici, chez lesquelles on avait observé deux globules, doivent être fécondés pour pouvoir se développer, tandis que ceux des espèces parthénogénétiques, au nombre de 14 (Cladocères, Rotifères, Aphides, Ostracodes), n'ont pas besoin de l'intervention du spermatozoïde, on avait cru d'abord à une loi générale. Mais M. Blochmann, dans

(1) Weismann et Ischikawa, *Ueber die Bildung der Richtungskörper* (*Zool. Jahrb.*, III, p. 575, 1888).

(2) F. Blochmann, *Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern* (*Morph. Jahrb.*, XII, p. 544, 1887. — *Bemerkungen zu der Publicationen über die Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern.* (*Morph. Jahrb.*, XIII, p. 654, 1888).

un travail plus récent (1) annonça l'existence de deux globules polaires chez les Abeilles non fécondées destinées à donner naissance à des mâles. Ces deux globules ne sont d'ailleurs pas expulsés, ils restent dans le vitellus. M. Blochmann avança l'opinion que, dans le cas de parthénogenèse, il existe peut-être une relation entre le nombre des globules polaires et les sexes. En effet, dans les autres cas, où l'on n'avait vu qu'un seul globule polaire, l'œuf parthénogénétique ne produit jamais que des femelles.

Plus récemment, M. Platner (2) montrait que chez le *Liparis dispar*, les œufs parthénogénétiques, qui donnent indifféremment des mâles ou des femelles, produisent deux globules polaires, qui restent d'ailleurs dans le vitellus, comme chez la Fourmi, la Mouche et l'Abeille. La parthénogénèse est d'ailleurs accidentelle chez le *Liparis*. Par suite, il ne semble pas qu'on puisse admettre, sans plus ample informé, la relation supposée par M. Blochmann entre le nombre de globules polaires et les sexes chez les espèces parthénogénétiques.

M. Lameere (3), à la suite de ses recherches sur l'*Asplanchna Sieboldii* et sur les Pucerons, est arrivé dernièrement à la même conclusion que MM. Weismann et Ischikawa et M. Blochmann. Dans le cas d'une multiplication réitérée au moyen d'un œuf ne recevant point de spermatozoïde, il n'y a formation que d'un seul globule polaire. Des recherches de MM. Blochmann et Platner, il résulterait au contraire, que dans le cas de parthénogenèse facultative et accidentelle, il y a formation de deux globules polaires.

2° VALEUR MORPHOLOGIQUES ET SIGNIFICATION DES GLOBULES POLAIRES.

Les dénominations variées qu'ont reçues les corps qui nous

(1) F. Blochmann, *Ueber die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insekten Eiern* (*Verhandl. d. naturh. med. Ver. z. Heidelberg*, N. F. IV, 2, Gesammsitz am 1 juni, 1888).

(2) G. Platner, *Die erste Entwickelung befruchteten und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar* (*Biol. centr.*, VIII, p. 521, 1888).

(3) A. Lameere, *A propos de la maturation de l'œuf parthénogénétique* (Thèse d'agrégation, Bruxelles, 1890).

occupent témoignent de la diversité des opinions qui ont été émises sur leur signification et sur leur rôle. Sans rappeler les interprétations multiples dont ils ont été l'objet, nous mentionnerons seulement les plus connues.

Fr. Müller (1) attribuait, comme on l'a vu, aux globules polaires une influence sur la direction des premiers plans de segmentation de l'œuf.

M. Rabl (2) avança une hypothèse assez étrange, à savoir que ces corps seraient des balles élastiques servant à empêcher la pression de la membrane vitelline contre l'embryon au pôle animal.

Pour M. Fol (3) et d'autres auteurs, ce seraient de simples excrétions de matières inutiles ou nuisibles au développement embryonnaire.

Dans la catégorie des hypothèses qui mettent l'expulsion des globules polaires en rapport avec la fécondation, M. von Ihering (4) voit dans le phénomène un moyen de niveler l'inégalité de grosseur entre les produits sexuels : la vésicule germinative serait réduite pour qu'elle ne transmette pas à l'embryon une quantité de substance plus considérable que ne le peut faire le noyau du spermatozoïde, de dimension moindre. Des idées analogues ont été émises par MM. Strasburger (5), Kölliker (6) et O. Hertwig (7).

M. Giard (8), le premier, a pensé que la formation des cellules directrices représenterait, dans la vie de l'œuf, la reproduction agame que subissent les Protozoaires avant leur

(1) *Loc. cit.*

(2) C. Rabl, *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Malersmuschel* (*Jenaische Zeitsch. f. naturw.*, X, p. 310, 1876).

(3) H. Fol, *loc. cit.*

(4) H. von Ihering, *Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung* (*Vorträge f. Thierärzte, herausg. von Pflug.*, sér. 1, H. 4, 1878).

(5) E. Strasburger, *Neue Untersuch. über den Befruchtungsvorg. bei den Phanerog.* (*Jena*, 1884).

(6) A. Kölliker, *Die Bedeutung der Zellkerne f. die Vorgange der Vererbung* (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, XLII, p. 1, 1885).

(7) *Loc. cit.*

(8) A. Giard, *L'œuf et les débuts de l'évolution* (*Bull. scient. du Nord*, n° 12, p. 252, 1876).

conjugaison, opinion à laquelle se sont rangés un peu plus tard M. Whitman (1) et M. Flemming (2). Tout récemment, M. Giard (3), qui avait déjà insisté en 1876, ainsi que M. Bütschli, sur la production des globules polaires par division indirecte, a fait remarquer que ces corps devraient plutôt être appelés *cellules polaires ;* pour lui ce sont des *œufs rudimentaires*. Ils rappellent ontogénétiquement le stade protozoaire dans l'évolution des métazoaires. La division de l'œuf en plusieurs cellules virtuellement équivalentes serait comparable à la division d'un protozaire ou d'un protophyte enkysté ; par suite de la concurrence vitale, les cellules sœurs de l'œuf (ou globules polaires) avortent, et la formation d'un seul globule polaire chez les œufs parthénogénétiques d'été des Rotifères et des Cladocères serait due à ce que ces œufs d'été se développent sous l'influence d'une nutrition plus abondante et de conditions plus favorables. S'il se forme deux globules polaires dans l'œuf de l'Abeille, c'est parce qu'il est en quelque sorte *accidentellement* parthénogénétique et ne diffère en rien de ceux qui reçoivent l'imprégnation du spermatozoïde.

A l'hypothèse de M. Bütschli (4), se rallie aujourd'hui M. O. Hertwig (5). Ces auteurs partent de l'homologie de la cellule mère de l'œuf avec la cellule mère des spermatozoïdes. L'une et l'autre se divisent; mais les produits de la division de l'œuf, au lieu d'être égaux, comme le sont les produits de la division de la cellule mère séminale, c'est-à-dire les spermatozoïdes, sont inégaux, puisque l'un est l'œuf mûr et que les autres sont les globules polaires.

(1) C. O. Whitman, *The Embryology of Clepsine* (*Quart. Journ. of micr. sc.*, n° 1, XVIII, 1878).

(2) W. Flemming, *Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Theilung der thier. Eizelle* (*Biol. centr.*, III, p. 641, 1884).

(3) A. Giard, *Sur la signification des globules polaires* (*Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biologie*, p. 116, 1889).

(4) O. Bütschli, *Gedanken über die morph. Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen* (*Biol. centr.*, IV, p. 5, 1884).

(5) O. Hertwig, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wierbelthiere*; 2e édition, Iena, 1888.

Tout autre est la manière de voir adoptée par M. Minot, Balfour, MM. E. Van Beneden et Weismann, dont les opinions ont suscité dans ces derniers temps de nombreuses discussions.

M. Sedgwick Minot (1), le premier, a énoncé ce que l'on peut apppeler la théorie de l'hermaphrodisme cellulaire. Il met en regard la maturation de l'œuf et la spermatogenèse et compare l'œuf à une cellule-mère de spermatozoïde. L'œuf, hermaphrodite, puisqu'il provient d'un organisme fécondé, devient femelle en expulsant les globules polaires, qui représentent sa partie mâle. Les globules polaires seraient donc des cellules mâles homologues aux spermatozoïdes et prendraient naissance de la même façon que ces derniers. Comme conclusion, l'œuf fécondé, produit de la fusïon de deux gonoblastes sexuels respectivement débarrassés de leurs parties mâle et femelle, est hermaphrodite. S'il en est réellement ainsi, les œufs parthénogénétiques ne doivent pas expulser de globules polaires, puisque chez eux, place ne doit pas être faite aux spermatozoïdes.

Indépendamment de M. Minot, Balfour (2) arrivait à des idées analogues. Suivant le savant anglais, « dans la formation des globules polaires, une portion des parties constituantes de la vésicule germinative, indispensables pour qu'elle fonctionne comme un noyau complet et indépendant, est rejetée pour faire place à l'accès des parties nécessaires qui lui sont rendues par le noyau spermatique ».

Cette opinion, on le voit, est plutôt une définition des faits morphologiques qu'une explication. En s'appuyant sur les avantages connus de la fécondation croisée, Balfour ajoute : « que la faculté de former des cellules polaires a été

(1) Sedgwick Minot, *On the formation of the animal layers, and the phenomene of impregnation among animals* (*Proceed. Boston Soc. nat. Hist.*, XIX, p. 165, 1877).

(2) F. M. Balfour, *On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum* (*Quart. Journ. of micr. Sc. n. ser.*, XVIII, p. 109, 1878).

acquise par l'œuf dans le but exprès de prévenir la parthénogenèse ». L'élimination des noyaux de rebut n'aurait donc d'autre raison d'être que de rendre le noyau germinatif de l'ovule incapable de développement sans le concours d'un second noyau apporté par le spermatozoïde.

On remarquera de suite que l'existence d'un ou même de deux globules polaires chez les œufs parthénogénétiques, que nous avons mentionnée précédemment, enlève tout fondement à l'explication que Balfour croyait pouvoir donner de la parthénogenèse. L'hypothèse de l'auteur ne rend d'ailleurs pas compte de la nécessité d'une double division de la vésicule germinative dans les œufs non parthénogénétiques.

La théorie de l'hermaphrodisme cellulaire a été reprise par M. E. Van Beneden (1), qui lui a donné une autre forme. Cet observateur part de ce fait, et c'est en cela qu'il diffère de M. Minot et de Balfour, que le spermatozoïde éprouve, comme l'œuf, un processus de la maturation consistant dans le rejet de parties équivalentes aux globules polaires. Après l'élimination de ces parties, la cellule séminale n'est plus une cellule, mais un *gonocyte mâle*. De même l'œuf, après l'expulsion des globules polaires, est devenu un *gonocyte femelle*. C'est seulement alors que la sexualité est acquise aux soi-disant produits sexuels. Pendant la maturation, l'œuf rejette les parties mâles, les globules polaires, que le spermatozoïde, débarrassé lui aussi préalablement de ses parties femelles, est destiné à remplacer dans l'acte de fécondation. Les noyaux des cellules somatiques de l'*Ascaris megalocephala* renferment d'après M. E. Van Beneden quatre anses ou segments chromatiques ; le pronucléus femelle, reste de la vésicule germinative après l'expulsion des globules polaires, ainsi que le pronucléus mâle dérivé de la cellule séminale, ne contiennent au contraire chacun que deux segments chromatiques : ce sont donc des demi-noyaux formés, d'après

(1) Ed. Van Beneden, *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Arch. de Biologie, 1883).

l'auteur, d'une façon spéciale. En s'unissant pendant l'acte de la fécondation, ces deux pronucléus reconstituent un noyau hermaphrodite complet. M. E. Van Beneden prétend que la formation de ces corps a lieu par pseudo-karyokinèse. La division longitudinale des segments chromatiques nucléaires ferait ici défaut ; les éléments expulsés sous forme de globules polaires seraient, non pas des moitiés de segments chromatiques comme dans la karyokinèse normale, mais des segments entiers. Dans l'*Ascaris* (1), « chaque fois qu'une cellule somatique se divise, on constate dans la plaque équatoriale de la figure dicentrique l'existence de quatre anses chromatiques, et les noyaux dérivés se constituent aux dépens de quatre anses secondaires. La division karyokinétique n'a donc pas pour effet de réduire le nombre des éléments chromatiques du noyau, mais seulement de dédoubler ces éléments. Au contraire, la genèse des globules polaires a pour résultat de réduire de moitié le nombre des éléments chromatiques du noyau ovulaire. Dans les œufs primordiaux et les spermatomères en voie de division, comme dans les cellules des tissus et les blastomères en cinèse, la plaque équatoriale se constitue de quatre anses chromatiques..... Tout au contraire, le pronucléus femelle se constitue aux dépens de deux bâtonnets chromatiques et il ne fournit que deux anses chromatiques à la première figure dicentrique ; il n'est donc, au point de vue de la quantité de chromatine qu'il renferme, qu'un demi-noyau. Pendant la genèse des globules polaires, le noyau ovulaire a donc subi une *réduction nucléaire*. Le noyau ovulaire après le rejet des globules polaires n'est plus qu'un demi-noyau ». Pendant l'expulsion des deux éléments chromatiques formant un globule polaire, le fuseau se placerait parallèlement à la surface de l'œuf et ces deux éléments quitteraient la plaque équatoriale. Il en résulterait en même temps que le globule polaire n'est pas une cellule, mais simplement un demi-noyau, né d'une façon

(1) E. Van Beneden et A. Neyt, *Nouv. recherches sur la fécondation et la division mitosique*, etc., p. 17, 1887.

spéciale, contrairement aux lois de la karyokinèse normale.

L'opinion de M. E. Van Beneden a été contredite par tous les observateurs (Nussbaum (1), Zacharias (2), Kultschitzky (3)).

Les résultats de M. Boveri (4), notamment, ne semblent plus laisser aucun doute sur le mode de formation des globules polaires. Dans cette formation, la karyokinèse suit la marche normale, c'est-à-dire qu'il y a dédoublement longitudinal de chacun des éléments chromatiques. On ne peut donc pas dire que le pronucléus femelle est un demi-noyau, dans le sens admis par M. E. Van Beneden. D'ailleurs, la manière de voir de ce zoologiste ne peut se concilier avec l'existence de deux globules polaires.

En effet, les globules polaires se formant par karyokinèse normale, il en résulte que le premier globule est équivalent au noyau qui reste dans l'œuf et qui se divisera de nouveau pour former le second globule. Il faudrait donc admettre, dans l'hypothèse de M. E. Van Beneden, que la partie mâle du noyau de l'œuf, ou vésicule embryonnaire, est formée par les trois quarts de sa substance chromatique, ou bien qu'une moitié des éléments femelles est également éliminée. Cette remarque a été faite avec raison par M. Carnoy (5), qui a introduit d'autre part une assez grande confusion dans l'étude de la formation des globules polaires.

L'inexactitude de la manière de voir de M. E. Van Beneden ressortira encore avec une plus complète évidence dans la suite de cet exposé, quand nous indiquerons les résultats obtenus récemment par M. O. Hertwig sur l'*Ascaris*.

Le mode de formation des globules polaires ne s'écarte

(1) Nussbaum, *Ueber die Veranderung der Geschlechtsproducke bis zur Eifurchung*, etc. (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIII).

(2) O. Zacharias, *Neue Untersuch. über die Kopulation der Geschlechtsprodukte*, etc. (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXX).

(3) N. Kultschitzky, *Ergebnisse einige Untersuch. über die Befruchtungsvorgänge bei* Ascaris megalocephala (*Sitzungsb. d. math. phys. cl. d. Akad. de wiss. zu Berlin*, p. 17, 1888).

(4) Th. Boveri, *Zellen-Studien* (Ien. Zeitsch., 1887 et 1888).

(5) Carnoy, *La Cellule*, t. III. — 1° *La vésicule germinative et les globules polaires chez les divers Nématodes* ; — 2° *la segmentation chez les Nématodes* ; — 3° *les globules polaires de l'*Ascaris clavata, 1886 et 1887.

donc pas de la karyokinèse normale et la nature cellulaire de ces corps est aujourd'hui parfaitement démontrée. A cet égard, les recherches de M. Trinchese (1) surtout sont démonstratives. Chez l'*Amphorina cærulea*, les globules polaires possèdent, non seulement un revêtement protoplasmique bien reconnaissable à sa couleur verte, mais encore une couche hyaline analogue à celle qui entoure l'œuf. Il ne peut donc subsister aucun doute à cet égard, et, en admettant que leur nature cellulaire ne soit prouvée que pour une seule espèce, nous pourrions l'admettre pour tous les cas.

En outre, les contradictions qui existent entre M. E. Van Beneden et les autres observateurs proviennent de ce que l'*Ascaris* présente deux variétés qui ne se distinguent l'une de l'autre que par le nombre des anses ou segments de leurs noyaux somatiques, lesquels renferment ou bien quatre, ou bien deux chromosomes. Les discussions qui se sont élevées entre M. Van Beneden et M. Carnoy sont dues en partie à ce que le premier a eu entre les mains ces deux variétés, tandis que le second n'a étudié que des Ascarides à quatre chromosomes; d'où la confusion dans les résultats touchant le nombre des éléments chromatiques, confusion à laquelle sont venu encore s'ajouter des inexactitudes d'observation.

En étudiant la spermatogenèse chez l'*Ascaris*, MM. E. Van Beneden et Julin (2) croyaient avoir trouvé l'explication de la réduction du nombre des segments chromatiques dans les pronucléus mâle et femelle. Ils avaient aperçu, mêlés aux spermatozoïdes, des corpuscules particuliers formés d'un élément chromatique homogène, entouré d'une zone hyaline. Ces formations, ou « *corpuscules résiduels* », seraient éliminés par les noyaux des cellules séminales au début de la spermatogenèse.

Quant à la réduction nucléaire dans la cellule femelle, elle

(1) S. Trinchese, *I primi momenti dell'evoluzione nei Molluschi* (*Atti R. Accad. dei Lincei*, série 3, VII, p. 3, 1880).

(2) Ed. Van Beneden et Julin, *La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale* (*Bull. acad. roy. de Belgique*, 3e série, VII, p. 312, 1884).

serait réalisée par la formation des globules polaires, par conséquent à un moment du développement qui ne correspondrait pas à celui de l'élimination des « corpuscules résiduels ».

En signalant l'existence de deux variétés d'*Ascaris*, M. Boveri a prouvé que, dans l'une et dans l'autre, la vésicule germinative ne possède déjà plus, avant la formation des globules polaires, que la moitié des chromosomes qui existent dans les noyaux des blastomères. Par conséquent, les globules polaires ne peuvent pas représenter, comme le croit M. E. Van Beneden, la partie de la vésicule germinative qui doit être expulsée pour être remplacée par le pronucléus mâle : ce sont des cellules issues de l'œuf par karyokinèse et ne renfermant, comme lui, qu'un noyau réduit à la moitié des éléments chromatiques contenus dans les noyaux ordinaires des tissus.

Ainsi, la théorie de MM. Minot, Balfour et E. Van Beneden, à laquelle s'est aussi rallié M. Sabatier (1), ne peut être soutenue. Comme elle est contraire à l'hermaphrodisme de l'œuf, elle ne rend pas compte de l'élimination des globules polaires dans les œufs parthénogénétiques. En outre, certains phénomènes héréditaires deviennent inexplicables, si l'on admet que les pronucléus ne sont que des demi-noyaux, respectivement privés de leurs éléments mâles et femelles.

La théorie est également en défaut au point de vue de l'homologie des corpuscules résiduels, observés pendant la spermatogenèse, avec les globules polaires formés pendant la maturation de l'œuf.

En effet, puisque M. Boveri a prouvé que la vésicule germinative ne renferme déjà plus, dans l'*Ascaris*, que deux chromosomes au lieu de quatre, avant le moment où elle se divise pour donner les globules polaires, la formation de ces derniers ne peut être comparée à celle des corpuscules résiduels éliminés à un stade antérieur pendant la spermatogenèse. D'ailleurs, pour montrer que l'homologie de ces

(1) H. Sabatier, *Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'œuf en général* (*Théorie de la sexualité*) ; Montpellier, 1884.

deux sortes d'éléments est inadmissible, il suffit de se rappeler le mode de formation des globules polaires, lesquels naissent, comme on l'a déjà fait remarquer, conformément au processus normal de la division indirecte, qui entraîne l'égalité de nombre des segments chromatiques dans chacun des nouveaux noyaux.

En présence de ces considérations, il y avait lieu de rechercher si, pendant la maturation de l'œuf, par conséquent avant le moment où naissent les globules polaires, il ne se fait pas une réduction nucléaire analogue à celle qui donne les corpuscules résiduels signalés par MM. Van Beneden et Julin pendant la spermatogenèse.

C'est la question qui a été étudiée récemment par M. Lameere (1) chez l'*Ascaris*.

D'après cet auteur, les noyaux des oomères, pendant la première période de l'ovogenèse, éprouvent deux modifications: une division d'une part, une réduction de moitié d'autre part. Ces phénomènes sont indépendants et alternent irrégulièrement dans le cycle biologique d'un même élément. Les noyaux se diviseraient surtout par le procédé direct, la division indirecte ou karyokinèse étant un fait exceptionnel: en effet, on observerait seulement les prophases de ce phénomène; les anaphases feraient complètement défaut.

La réduction nucléaire n'aurait lieu que lorsqu'un noyau se trouve au stade de la plaque équatoriale, composée, dans l'exemple étudié par M Lameere, de quatre chromosomes. Deux de ces chromosomes sortiraient successivement de la plaque pour constituer deux corpuscules résiduels, de sorte que le noyau ovulaire conserverait seulement la moitié des éléments chromatiques qu'il avait au début.

Le même observateur croit pouvoir dire que, dans la spermatogenèse, les corpuscules résiduels observés par MM. Van Beneden et Julin, se forment de la même façon, c'est-à-dire par expulsion graduelle de deux quarts du noyau primitif.

(1) A. Lameere, *Recherches sur la réduction karyogamique*. Thèse, Bruxelles, 1890.

On peut remarquer d'abord que la division directe des oomères, admise comme normale par M. Lameere, ne ressort pas assez de ses descriptions. Ce fait seul, étant en opposition avec la loi si générale de la multiplication cellulaire par division indirecte, eût mérité d'être établi avec soin. D'autre part, la preuve certaine du mode de formation des corpuscules résiduels, telle qu'elle est décrite par M. Lameere, devait sembler d'autant plus désirable que l'*Ascaris* est jusqu'ici le seul animal chez lequel ces phénomènes ont été examinés. En effet, si M. Flemming (1), dans ses études sur la spermatogenèse de la Salamandre, a constaté que les éléments séminaux, spermatogonies et spermatocytes, ne renferment que 12 segments chromatiques, tandis que les noyaux des autres tissus en contiennent 24, il n'a pas indiqué le processus par lequel se fait la réduction dans les cellules reproductrices.

Sans avoir eu connaissance des résultats de M. Lameere, au moment où il effectuait ses recherches, M. O. Hertwig est arrivé à des conclusions bien différentes.

Avant de les résumer, il nous paraît utile de mentionner les recherches de M. Maupas (2) sur les phénomènes de division nucléaire qui précèdent la fécondation chez les Infusoires ciliés.

Ces organismes sont pourvus, comme on sait, de deux corps nucléaires différents, un macronucléus et un micronucléus. En s'accouplant, ils s'accolent par l'extrémité antérieure du corps et forment ce qu'on appelle une syzygie. Le micronucléus de chacun des deux conjoints commence alors à subir une évolution compliquée, qui se continue pendant un certain temps après la fécondation et la séparation des deux organismes qui s'étaient conjugués. Quant au macronucléus, il disparaît après cette disjonction, remplacé

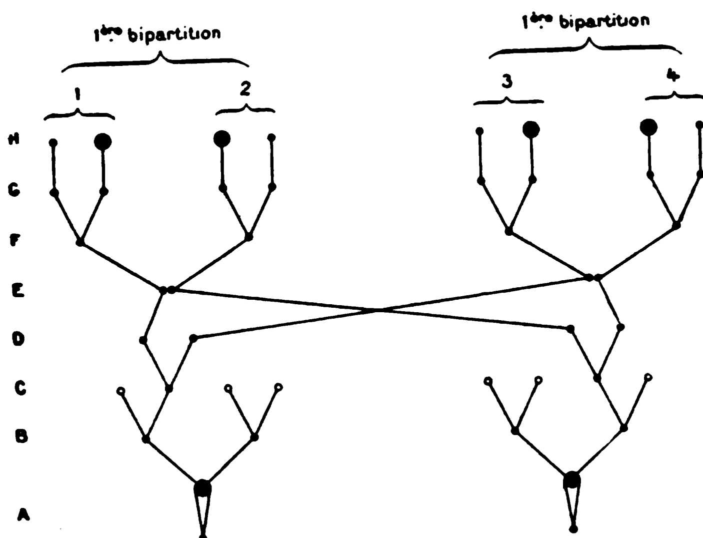
(1) Flemming, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle* (*Arch. f. mikr. Anat.*, XXIX, p. 389, 1887).

(2) E. Maupas, *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés* (*Arch. de zool. exp.*, 2e série, VII, 1889).

par un nouveau macronucléus issu du micronucléus. L'union des Infusoires ciliés s'accompagne donc de métamorphoses spéciales de leurs deux corps nucléaires. Le micronucléus surtout est intéressant à considérer.

Pour représenter l'évolution du micronucléus, nous reproduirons le schéma fourni par le *Colpidium Colpoda*, auquel peuvent être ramenés les schémas représentant les phénomènes chez les autres Ciliés.

M. Maupas figure par de simples circonférences, ou points blancs, les corps micronucléaires destinés à disparaître par résorption, par des cercles, ou points noirs, ceux qui persistent et continuent à évoluer. Les lignes reliant entre eux tous ces points marquent la filiation réciproque des corps nucléaires. L'auteur distingue huit stades principaux qu'il désigne par les huit premières lettres de l'alphabet.



Au stade A, le micronucléus de la syzygie grossit considérablement; son volume devient environ huit fois plus considérable que celui qu'il possède habituellement. Cette phase d'accroissement, relativement très longue, est suivie d'une première bipartition (stade B), puis d'une seconde

(stade C). Des quatre éléments ainsi produits, trois sont résorbés ; le seul qui persiste se divise encore en deux noyaux (stade D), dont le volume est égal à celui du micronucléus au début de la conjugaison.

Ces deux nouveaux noyaux sont absolument semblables morphologiquement; chacun d'eux représente la huitième partie du micronucléus primitif du stade A.

Malgré cette identité apparente, ils ont chacun une destinée différente : l'un d'eux, celui qui est en contact avec la bouche, jouera le rôle de pronucléus mâle, l'autre celui de pronucléus femelle.

Au stade E, les deux individus échangent chacun, par leur orifice buccal respectif, leur pronucléus mâle. Puis, celui-ci va s'unir au pronucléus femelle pour former un noyau unique.

Aussitôt constitué, le noyau mixte entre en division pour passer isolément par les derniers phénomènes de bipartition (stade F). Dans chaque individu, il y a derechef division des noyaux (stade G); deux des nouveaux éléments nucléaires subsistent tels quels et constituent deux micronucléus; les deux autres se transforment en deux macronucléus (stade H). Pendant ce temps, l'ancien macronucléus disparaît. Après ces dernières bipartitions nucléaires, la cytoplasme se partage, et il y a répartition d'un micronucléus et d'un macronucléus dans chacun des rejetons, qui dès lors continuent à se reproduire par division, jusqu'à ce qu'une nouvelle conjugaison ait lieu.

Tels sont les phénomènes observés avec grand soin par M. Maupas dans l'exemple choisi. Ils peuvent être un peu plus compliqués chez d'autres Infusoires, mais sans différer en ce qu'ils ont d'essentiel.

Pour M. Maupas, les divisions du micronucléus aux stades B,C,D, sont comparables à la formation des globules polaires. Il insiste avec raison sur ce fait, que tous les noyaux se forment par karyokinèse et sont morphologiquement équivalents : ceux qui se résorbent ne peuvent donc être comparés aux éléments résiduels dont il a été précédem-

ment question, éléments dont la véritable nature a certainement échappé à M. Lameere.

En effet, comme on l'a déjà fait remarquer, M. O. Hertwig(1) est arrivé à des résultats tout différents en étudiant le développement des cellules sexuelles de l'*Ascaris*.

Ce savant a constaté, comme M Boveri, que, sous le rapport des éléments chromatiques du noyau, il existe deux types d'*Ascaris megalocephala*. Dans l'un (type Van Beneden), le noyau des cellules somatiques montre deux chromosomes au moment de la division; dans l'autre (type Carnoy), le noyau présente au contraire quatre chromosomes. Mais les noyaux sexuels, dans l'œuf comme dans le spermatozoïde, renferment seulement un chromosome dans le premier type et deux chromosomes dans le second. Il y a donc, dans les deux cas, une réduction de moitié du nombre des éléments chromatiques dans les noyaux sexuels définitifs. Comment se fait cette réduction ?

Considérons d'abord le développement des cellules sexuelles dans l'organe mâle.

On peut distinguer, dans le testicule, trois régions différentes par leur contenu : 1° une *région de formation* (*Keimzone*), où naissent les cellules mères séminales primordiales (ou spermatogonies des auteurs belges); 2° une *région d'accroissement* (*Wachsthumzone*) qui contient les cellules mères définitives, lesquelles subissent simplement une augmentation de volume dans toutes leurs parties et une différenciation morphologique bien tranchée; 3° une *région de maturation ou de bipartition* (*Reife-oder Theilzone*), où, par deux divisions successives, chaque cellule mère définitive donne quatre spermatozoïdes.

M. O. Hertwig décrit comme suit les phénomènes du développement dans le type à deux chromosomes :

Dans la *région de formation*, le noyau des cellules mères primordiales renferme toujours, comme celui des cellules so-

(1) O. Hertwig, *Vergleiche der Ei-und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulare Streitfragen* (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1890).

matiques, deux chromosomes qui proviennent de la segmentation transversale d'un filament chromatique unique. Entre les cellules mères normalement développées, on aperçoit d'autres cellules avortées, plus petites, renfermant, soit un ou deux éléments chromatiques distincts, soit un filament, soit un réseau plus ou moins net. Pour une cinquantaine de cellules normales, il n'y a guère qu'une ou deux cellules avortées. Ces cellules ne sont autre chose que les *corpuscules résiduels* de MM. Van Beneden et Julin, au sujet desquels ces auteurs s'expriment ainsi : « Nous inclinons à croire que chaque spermatomère expulse successivement, après avoir subi une division karyokinétique, deux globules résiduels; le noyau, réduit à la suite de cet expulsion, ne renferme plus que deux anses chromatiques. » Remarquons que ce passage des auteurs belges s'applique en réalité au type à quatre chromosomes, qu'ils ont d'ailleurs confondu avec l'autre. A ne considérer que le petit nombre des « corpuscules résiduels » comparé au nombre relativement beaucoup plus élevé des cellules normales, l'inexactitude des observations de MM. Van Beneden et Julin saute au yeux, puisque ces corpuscules devraient être une fois plus nombreux que les cellules mères définitives.

Dans la *région d'accroissement*, les cellules mères définitives deviennent au moins trois fois plus volumineuses que les cellules mères primordiales. Le noyau prend l'aspect de la vésicule embryonnaire de l'œuf; son réseau chromatique s'épaissit par endroits; il y a souvent, à côté d'un gros nucléole, un ou deux autres nucléoles plus petits. Les prétendus corpuscules résiduels se retouvent interposés aux cellules mères définitives.

Dans la *région de maturité ou de bipartition*, deux divisions successives se font dans chaque cellule mère, pour donner quatre spermatozoïdes.

Au début de la première division, M. Hertwig trouve, dans le noyau encore pourvu de sa membrane, quatre segments chromatiques. Comme il s'agit ici du type à deux chromoso-

mes, on peut se demander si les quatre segments qui apparaissent dans le noyau de la cellule séminale ne proviennent pas d'une division longitudinale de ces deux chromosomes. Bien qu'il n'ait pas réussi à apercevoir ce dédoublement, M. O. Hertwig est porté à l'admettre.

La plaque nucléaire est donc formée de quatre chromosomes. Ceux-ci s'orientent de telle sorte que deux d'entre eux se tournent vers l'un des pôles du fuseau et les deux autres vers l'autre pôle; puis, chaque groupe se rend au pôle correspondant. Les deux nouveaux noyaux reçoivent donc chacun deux chromosomes. La bipartition du protoplasme suit celle du noyau.

Il est à remarquer que ces deux nouveaux noyaux ne s'entourent pas d'une membrane nucléaire et ne passent pas à l'état de repos, comme dans le processus ordinaire de la karyokinèse; leur bipartition est en quelque sorte précipitée. En outre, chaque plaque nucléaire n'est plus formée que par deux chromosomes. Ces deux chromosomes se transportent ensuite en sens opposé vers les pôles; par suite, il n'entre qu'*un seul* chromosome dans la constitution des noyaux définitifs.

Les quatre cellules filles, qui se différencient en quatre spermatozoïdes, restent groupées ensemble et représentent ce que MM. E. Van Beneden et Julin appellent un *spermatogemme*. Leur isolement n'a lieu que dans le canal déférent.

Il résulte de ces faits que la deuxième bipartition de la cellule-mère a pour conséquence finale de diminuer de moitié le nombre des éléments chromatiques dans chacun des quatre noyaux. Pour M. O. Hertwig, cette réduction est obtenue grâce au processus particulier de la division des cellules séminales, pendant laquelle les noyaux ne passent pas par un stade de repos entre les deux mitoses, phénomène qui ne se retrouve, chez les animaux, que dans la formation des globules polaires.

Dans la variété d'*Ascaris* à quatre chromosomes, le développement est analogue; mais le noyau du spermatozoïde reçoit

nécessairement deux chromosomes au lieu d'un seul. En raison de cette différence, M. O. Hertwig désigne ces deux variétés sous les noms d'*Ascaris univalens* et *Ascaris bivalens*.

Ainsi, pour cet observateur, la réduction nucléaire existe effectivement ; mais elle n'est pas due à une formation de « corpuscules résiduels ». Les zoologistes belges n'ont remarqué ni le moment, ni le mode particulier de cette réduction.

Ces faits, M. O. Hertwig les retrouve dans l'ovogenèse, pour laquelle le développement est pour ainsi dire calqué sur celui de la spermatogenèse.

Bien que plusieurs points intéressants, touchant le mode d'apparition des segments chromatiques dans le noyau de la cellule mère au moment de la division, ne soient pas suffisamment éclaircis dans ce travail, les conclusions suivantes n'en paraissent pas moins parfaitement fondées :

1° Les cellules mères séminales sont les homologues des cellules mères ovulaires ou des œufs non parvenus à maturité.

2° La substance nucléaire active dans le noyau de la cellule mère séminale et dans la vésicule germinative est égale en quantité à celle des autres noyaux du corps avant la division. Il ne peut plus être question d'une réduction par élimination ou résorption.

3° Pendant les deux divisions qui se succèdent sans stade de repos intermédiaire, il n'y a pas augmentation de substance nucléaire. La seconde division a pour résultat de diminuer de moitié la masse nucléaire des noyaux filles.

4° La cellule mère séminale et la cellule mère ovulaire offrant les mêmes particularités dans leur mode de division, leurs produits sont morphologiquement équivalents. En effet:

a. Les deux premières cellules sœurs séminales correspondent à l'œuf et au premier globule polaire.

b. Les quatre cellules séminales définitives (ou spermatiques) sont comparables à l'œuf mûr, au second globule polaire et aux deux globules provenant de la division du premier globule polaire.

c. Les globules polaires ont donc la valeur morphologique

de cellules rudimentaires; autrement dit, ce sont des œufs avortés.

Tandis que les produits de la division d'une cellule mère séminale forment quatre spermatozoïdes, un seul des produits de la division de la cellule ovulaire se développe en œuf, en accaparant toute la substance vitelline aux dépens des autres qui restent à l'état rudimentaire. Le fait que ces cellules rudimentaires se retrouvent avec une constance remarquable, dans toutes les classes du règne animal, s'expliquerait par l'importante signification physiologique du dernier processus de division des produits sexuels, qui ne se retrouve nulle part ailleurs et qui constitue le moyen le plus simple d'empêcher que, dans l'acte de la fécondation, la substance chromatique des deux noyaux qui se fusionnent ne vienne fournir une masse double de celle qui existe normalement dans une espèce donnée. L'absence de stade de repos entre les deux mitoses, dans les cellules mères des spermatozoïdes et de l'œuf, empêche en quelque sorte les noyaux de se compléter et de s'accroître, et réduit leur masse chromatique à la moitié de celle d'un noyau normal. Le dernier stade de la division des produits sexuels a ainsi le caractère d'un processus préparatoire à l'acte de la fécondation, et ce processus commence déjà dans le noyau vésiculeux de la cellule mère séminale ou ovulaire, puisque les éléments chromatiques s'y forment par deux divisions longitudinales successives.

Tel était l'état de nos connaissances en zoologie sur la formation et la constitution des noyaux sexuels, quand parut tout récemment un travail de M. Henking sur le même sujet (1). Les résultats obtenus par cet observateur dans l'étude d'un insecte hémiptère, le *Pyrrochoris apterus*, confirment ceux de M. O. Hertwig sur la réduction du nombre des segments chromatiques, mais ils en diffèrent quant à la façon dont elle a lieu et à la phase du développement où elle

(1) H. Henking, *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten* (*Zeitschrift für wissensch. Zoologie*, t. CI, p. 4, 1891).

s'effectue. Comme les faits aperçus par M. Henking présentent une grande analogie avec ceux que j'ai observés chez les plantes, ils seront indiqués dans un instant, au cours de la discussion générale qui va suivre.

§ 6. — EXPOSÉ GÉNÉRAL DES RÉSULTATS.

1° FIXITÉ DU NOMBRE DES SEGMENTS CHROMATIQUES DANS LES NOYAUX SEXUELS.

L'un des faits les plus importants, mis en évidence chez les plantes, consiste dans la fixité du nombre des éléments chromatiques des noyaux sexuels.

Dans les noyaux des cellules mères polliniques du *Lilium* et du *Fritillaria*, il existe toujours 12 segments chromatiques, qu'on retrouve dans les noyaux générateurs. Comme j'ai aperçu le même nombre dans ces derniers noyaux chez le *Tulipa*, on peut en conclure, même en l'absence d'observations directes, qu'il existe aussi dans les noyaux des cellules mères polliniques. D'autre part, j'ai prouvé qu'il y en a également 12 dans l'oosphère du *Lilium*, dont l'étude a été attentivement suivie. Je puis ajouter, d'ailleurs, en ce qui concerne les cellules mères du pollen, que mes conclusions s'appuient sur l'examen de plusieurs centaines de noyaux en division appartenant à diverses espèces (*Lilium Martagon*, *candidum*, *croceum*, etc.). M. Strasburger a compté 12 segments dans les cellules mères polliniques des *Tradescantia*, *Helleborus fœtidus*, *Chlorophyton Sternbergianum;* il a constaté, en outre, qu'on les retrouve toujours dans les noyaux générateurs. Il en existe 8 dans les cellules mères polliniques de l'*Allium* et de l'*Alstrœmeria;* M. Strasburger a trouvé le même nombre dans le noyau primaire du sac embryonnaire de l'*Allium fistulosum*, et, de mon côté, j'ai constaté, qu'il se rencontre également dans l'*Alstrœmeria psittacina*. Les Orchidées qui ont été examinées récemment par M. Strasburger (*Gymnadenia conopsea*, *Orchis mas-*

cula, *Himantoglossum hircinum*, *Cypripedium barbatum*), ou antérieurement par moi (*Listera ovata*, *Neottia Nidus-avis*), en possèdent 16 dans les cellules mères polliniques; et, bien que la certitude soit moindre pour les noyaux femelles, le nombre y paraît être identique. M. Strasburger en a compté également 16 dans le *Convallaria maialis* et 24 dans le *Muscari neglectum*. Le *Ceratozamia mexicana* m'en a montré 8 dans tous les noyaux du grain de pollen ; par analogie avec les autres plantes, il y a lieu de penser que le noyau de l'oosphère doit en posséder autant.

Pour les animaux, les résultats sont moins étendus. M. Flemming a vu 12 segments chromatiques dans les spermatocytes de la Salamandre, M. de la Valette Saint-Georges également 12 dans ceux du *Forficula auricularis*, M. Platner 30 chez des Lépidoptères. Le noyau femelle de l'*Ascaris megalocephala* en renferme seulement 2, d'après M. Ed. Van Beneden et M. Boveri; ce dernier observateur en admet 24 chez l'*A. lumbricoides*.

Mais on a vu que l'*Ascaris megalocephala* comprend deux variétés, chez lesquelles le nombre des chromosomes des cellules somatiques ou des cellules sexuelles varie du simple au double. Dans celle appelée type Carnoy, les noyaux somatiques en ont 4 et les noyaux sexuels des spermatozoïdes ou de l'œuf mûr en possèdent 2 ; dans le type Van Beneden, les premiers en renferment 2, et les seconds seulement 1.

La même égalité de nombre dans le noyau mâle et dans le noyau femelle est indiquée par M. Carnoy chez d'autres Nématodes. C'est ainsi qu'il a vu 4 segments, pour chacun d'eux, dans la *Coronilla robusta*, 6 dans le *Spiroptera strumosa* et l'*Ophiostomum mucronatum*, 8 dans le *Filaria Mustelarum*.

Le cas observé par M. Henking offre cette particularité, qu'il ressemble absolument à celui du Lis ou de la Fritillaire, car les noyaux des cellules mères sexuelles primordiales du *Pyrrochoris* possèdent, comme ceux des mêmes cellules

chez les plantes en question, 24 segments chromatiques, tandis que les noyaux sexuels, au contraire, n'en montrent plus que 12.

Il résulte donc de ces faits que les noyaux mâle et femelle doivent normalement participer à la fécondation avec le même nombre de segments chromatiques. Toutefois, avant de conclure avec une entière assurance, il ne faut pas oublier que M. Platner a observé, chez l'*Arion empiricorum*, une inégalité de nombre et de volume des segments nucléaires à l'avantage du noyau femelle. Il est possible, comme le suppose M. Strasburger, que des cas semblables se rencontrent ailleurs, et que dans la transmission des propriétés héréditaires, la mère ait parfois une influence plus grande que le père : on pourrait arriver ainsi jusqu'à la parthénogenèse.

Quoi qu'il en soit de l'avenir réservé à cette question, la fixité et la réduction qu'on remarque dans le nombre des éléments nucléaires des cellules sexuelles est certainement un fait très important.

Chez les Angiospermes, la première bipartition qui s'opère dans le grain de pollen, peu de temps après sa formation, a lieu, comme on l'a vu, conformément au processus normal de la division indirecte ; dès lors, les deux nouveaux noyaux, l'un végétatif, l'autre générateur, possèdent chacun un nombre de segments chromatiques égal à celui du noyau dont ils dérivent. Mais le cytoplasme se partage inégalement entre les deux nouvelles cellules, génératrice et végétative, auxquelles ces noyaux appartiennent, et ses réactions microchimiques diffèrent, comme on l'a vu à propos du *Lilium*, suivant qu'il s'agit de la cellule génératrice ou de la cellule végétative (1). Chacun des segments chromatiques pri-

(1) Le fuseau nucléaire se montre ordinairement formé de deux moitiés inégales, comme on peut en juger facilement, par exemple, par les figures de division que j'ai données récemment pour le *Ceratozamia* (*Journal de botanique*, 1891).

maires se dédouble en deux moitiés égales, et, par suite, après la séparation de celles-ci, les deux groupes de segments secondaires reçoivent l'un et l'autre la même quantité de substance nucléaire. Pendant la reconstitution des deux noyaux, appartenant l'un à la cellule végétative, l'autre à la cellule génératrice, une différence d'aspect et de structure ne tarde pas à se manifester entre eux, et cette différence concorde avec celle qu'on observe entre les cytoplasmes des deux cellules.

Le noyau de la cellule génératrice se divise à son tour, à un moment qui varie suivant les cas, mais en général peu de temps après son entrée dans le tube pollinique, en deux noyaux générateurs secondaires, égaux et semblables sous tous les rapports, autant qu'on peut en juger par l'observation ; le cytoplasme se partage de même en deux parties égales. Cette bipartition équivalente montre que la cellule génératrice avait acquis, au moment de sa division, les propriétés nécessaires pour l'accomplissement de la fonction reproductrice. Si l'un des deux noyaux intervient seul dans la fécondation et a reçu pour ce motif le nom de *noyau mâle*, l'autre n'en est pas moins son égal et peut quelquefois comme on l'a vu, présenter à l'intérieur de la cellule femelle les mêmes changements d'aspect et de structure que le premier. Il peut arriver que les noyaux générateurs subissent chacun une bipartition. Ce fait exceptionnel a été vu par M. Strasburger (1) dans des tubes polliniques de *Scilla* et d'*Ornithogalum*.

La différenciation qui s'établit, dès la première division, à l'intérieur du grain de pollen, est propre aux Angiospermes. Mais chez diverses Gymnospermes, elle exige plusieurs divisions successives : en outre, les cellules végétatives sont pourvues de cloisons cellulosiques et restent incluses dans le grain de pollen. Cette sorte d'élimination cellulaire, résultant de la division répétée du noyau primitif du grain de pollen,

(1) *Neue Untersuch.*, etc., p. 17.

est comparée avec raison, ce semble, par M. Strasburger, à celle qu'on observe dans la différenciation des éléments sexuels chez les animaux (1); et comme, au cours de ce phénomène, les divisions nucléaires successives présentent tous les caractères de la division normale, il s'ensuit que les noyaux générateurs ne tirent pas leurs propriétés d'un mode spécial de bipartition; la différence qui se produit entre eux et les noyaux végétatifs est sous la dépendance des cytoplasmes, qui eux-mêmes se différencient à cet effet et acquièrent des propriétés particulières, suivant qu'ils appartiennent à la cellule génératrice ou à la cellule végétative. J'ai montré, en effet, que les réactifs permettent de distinguer le cytoplasme de la cellule génératrice de celui de la cellule végétative.

Les deux noyaux équivalents, qui résultent de la division du noyau générateur primitif, emportent chacun, pendant leur marche à l'intérieur du tube pollinique, le cytoplasme spécialisé qui leur appartient; en réalité, il existe alors dans le tube deux cellules génératrices nues, pourvues chacune de leurs deux sphères directrices. Pendant leur trajet, les noyaux présentent dans plusieurs cas une augmentation de volume manifeste, qui n'est pas due simplement à une diminution de densité de leur charpente chromatique; en même temps, leur cytoplasme paraît s'appauvrir. Toutefois, ce dernier n'a pas disparu au moment où le tube pénètre dans le nucelle ovulaire, et où, par suite, le noyau mâle avec ses sphères directrices va rejoindre le noyau femelle.

La fixité du nombre des segments chromatiques, qui se maintient, comme je l'ai prouvé, dans toutes les divisions s'opérant à l'intérieur du grain ou du tube pollinique, résulte du fait même de la marche normale de la karyokinèse, caractérisée essentiellement par le dédoublement longitudinal, à chaque bipartition nucléaire, des segments chromatiques dont les moitiés se rendent, chacune en sens inverse, aux deux pôles du fuseau.

(1) *Ibid.*, p. 243.

Le même résultat a été obtenu dans l'étude de la formation des globules polaires et de la différenciation des pronucléus mâle et femelle chez les animaux. On a vu, en effet, comment les assertions émises à ce sujet par M. M. E. Van Beneden, d'abord en 1884, et maintenues énergiquement par lui en 1887, ont été combattues par M. Nussbaum, par M. Boveri (1) et par M. Kultschitzky (2), et ensuite définitivement renversées par M. O. Hertwig et M. Henking, qui ont constaté, contrairement à l'opinion précédente, que la formation des pronucléus mâle et femelle et celle des globules polaires ont lieu par division indirecte et par conséquent sans aucune élimination de segments chromatiques entiers. On ne peut donc considérer comme exacts les résultats de M. E. van Beneden, dont la théorie sur la fécondation perd par le fait même tout fondement (3).

Chez les plantes, la formation des noyaux générateurs, comparable à celle des pronucléus chez les animaux, a toujours lieu aussi par dédoublement longitudinal des segments chromatiques. Dans son travail de 1884 (4), M. Strasburger affirmait déjà l'existence de la division indirecte pour le noyau générateur dans le tube pollinique du *Convallaria Polygonatum ;* il la signale aussi, dans son dernier Mémoire (5), chez le *Chlorophyton Sternbergianum*. J'ai constaté de même que, dans diverses espèces de *Lilium*, *Tulipa*, *Fritillaria*, la plaque nucléaire de ce noyau en division est formée de 12 segments, dont le dédoublement longitudinal a lieu comme dans les noyaux somatiques ordinaires.

Un phénomène particulier se manifeste dans le sac em-

(1) Boveri, *Zellen-Studien*, p. 9, 1887.

(2) U. Kultschitzky, *Ergebnisse einer Untersuch. über die Befructungsvorgänge bei* Ascaris megalocephala (*Sitzungsber. d. math. phys. cl. d. Akad. d. wiss. zu Berlin.*).

(3) M. Balbiani a constaté de même que les globules polaires de l'*Ascaris* se forment par division indirecte normale (*Cours du Collège de France*, 1889).

(4) *Neue Untersuch.*, etc., p. 16.

(5) *Ueber Kern-und Zelltheil.*, p. 52.

bryonnaire des Angiospermes pendant la différenciation des 8 noyaux qui y prennent naissance. Bien que je n'ai pu le suivre en détail que dans le *Lilium* et le *Fritillaria*, il n'est pas douteux qu'il soit général.

Dans le *Lilium*, par exemple, les deux noyaux, qui résultent de la bipartition du noyau primaire et qui vont occuper les deux extrémités du sac, présentent rapidement une différence profonde qui se maintient dans leurs dérivés. En effet, quand ils entrent en division, celui du haut possède 12 segments chromatiques, comme le noyau primaire du sac ; mais celui du bas en offre un plus grand nombre (fig. 59). Tandis que le nombre reste égal à 12 dans les bipartitions successives qui produisent l'appareil sexuel et le noyau polaire supérieur, il varie dans les noyaux des antipodes et le noyau polaire inférieur, mais en se montrant toujours supérieur à 12 : de 16, il peut s'élever à 24. En outre, dès que les synergides et l'oosphère sont différenciées, le noyau polaire supérieur devient plus gros que les noyaux de ces trois cellules, et, d'après le nombre des segments chromatiques qu'on observe dans le noyau secondaire du sac embryonnaire en division, on peut affirmer qu'en venant se joindre au noyau polaire inférieur pour former ce noyau secondaire, il apporte un nombre de segments supérieur à celui qu'il avait reçu au moment de sa naissance, c'est-à-dire à 12. En somme, ce dernier nombre n'est fixe que pour l'oosphère et les synergides ; mais dans celles-ci, il n'offre pas d'intérêt, puisque leur rôle se termine à la fécondation.

Il y a donc dans le sac embryonnaire une différenciation très curieuse, qui n'est pas de tous points comparable à celle qu'on observe dans le grain de pollen. En effet, elle se produit après la division des noyaux, sans que le protoplasme du sac se spécialise morphologiquement et tout de suite autour d'eux, comme c'est au contraire le cas pour la cellule génératrice et la cellule végétative du grain de pollen. En outre, cette différenciation a lieu dans une même cellule, puisque c'est seulement après les dernières divisions nucléaires

qu'on voit les synergides et l'oosphère s'entourer d'une enveloppe délicate. Bien que sa cause apparente échappe à l'observation directe, elle ne peut être rapportée qu'à une différence de nutrition. Le résultat final, très intéressant, est la conservation du nombre des segments chromatiques dans le noyau de l'oosphère, seul chargé dans l'organe femelle de la transmission des caractères et propriétés héréditaires.

La réapparition, dans un noyau autre que celui de l'oosphère, d'un nombre de segments chromatiques plus élevé que celui qu'il avait reçu au moment de sa formation, vient aussi, comme on le verra bientôt, jeter un jour particulier sur la question de l'autonomie des segments chromatiques dans le noyau au repos.

Avant de la discuter, il importe de rappeler à quel moment et de quelle façon a lieu la réduction numérique des segments dans les noyaux sexuels.

Après avoir établi avec certitude, en 1889, que le noyau de l'œuf fécondé, ainsi que les noyaux de l'embryon en voie de segmentation, renferment exactement, dans le Lis, 24 bâtonnets chromatiques, provenant à part égale du noyau mâle et du noyau femelle, j'avais pensé que la réduction numérique qui caractérise les noyaux sexuels se faisait peut-être progressivement au cours du développement de la plante. Le fait que, dans le sac embryonnaire avant la fécondation, les noyaux non chargés de la transmission des propriétés héréditaires, et, après la fécondation, les noyaux de l'albumen, possèdent un nombre de segments variable, pouvait naturellement faire supposer qu'il n'existe pas non plus de fixité de nombre dans les noyaux purement végétatifs. J'avais admis que souvent chez le Lis, ces derniers offrent au moins 16 segments chromatiques quand ils se divisent et que même on peut en remarquer 16 chez l'*Alstrœmeria* et l'*Allium*, dont les noyaux sexuels n'en possèdent que 8.

Mes nouvelles recherches sur le Lis montrent que, dans l'anthère ou le nucelle en voie de formation, avant la diffé-

renciation des cellules mères sexuelles définitives, on en trouve au contraire 24. Ce nombre, je l'ai rencontré également dans les tissus de la tige, sans qu'il soit néanmoins possible d'affirmer qu'il existe, sans exception, dans tous les noyaux du corps végétatif.

Il y a, en tous cas, au point de vue de la variation du nombre des segments chromatiques, une différence manifeste entre ces noyaux et ceux de l'albumen, et cette différence s'explique, à mon sens, par ce fait que les noyaux de l'albumen appartiennent à un tissu essentiellement transitoire et dépourvu de tout rôle dans la conservation des caractères spécifiques de la plante.

L'opinion que, chez les plantes, le noyau de l'œuf fécondé doit renfermer un nombre de segments chromatiques double de celui que possédait le noyau mâle ou le noyau femelle pouvait évidemment sembler très rationnelle, après mes observations sur l'égalité et la fixité du nombre de ces segments dans les noyaux sexuels. Il n'en importait cependant pas moins d'en fournir une preuve directe. En raison du nombre relativement élevé des segments chromatiques, si on le compare à celui qui existe dans l'œuf de l'*Ascaris*, cette étude exige, chez les plantes, des observations d'autant plus répétées que la division du noyau de l'œuf n'a pas lieu simultanément dans tous les ovules d'un même ovaire et que rien n'indique extérieurement le stade de la fécondation.

2° APPARITION ET MODE DE RÉDUCTION NUMÉRIQUE DES SEGMENTS DANS LES NOYAUX SEXUELS.

A. — Chez les végétaux.

Dans le sac pollinique, comme dans le nucelle, c'est toujours au moment de la première division du noyau de la cellule mère définitive du pollen, ou du noyau du sac embryonnaire, que le nombre des segments chromatiques se réduit exactement et brusquement à la moitié de celui qu'on observe dans

les noyaux des tissus qui produisent les cellules sexuelles. Comment, par exemple, un noyau de cellule mère pollinique définitive, qui se constitue avec 24 segments dans le Lis ou la Fritillaire, n'en offre-t-il que 12 au moment où la cellule, ayant perdu le caractère purement végétatif, entre en division pour donner les quatre grains de pollen ?

Remarquons d'abord que, pendant l'accroissement notable présenté par cette cellule mère, à partir de sa formation jusqu'à son entrée en division, on n'observe aucune élimination de substance nucléaire. Le noyau devient au moins deux fois plus gros qu'il l'était au début; sa charpente chromatique prend l'aspect d'un peloton réticulé, dans les mailles duquel on voit un volumineux nucléole ou plusieurs nucléoles inégaux.

Rien ne permet de dire que, pendant la formation du noyau de cette cellule mère définitive, les 24 segments observés pendant la dernière division de la cellule mère primordiale qui lui a donné naissance se soudent deux à deux, soit bout à bout, soit parallèlement, pour en donner seulement 12. En outre, après l'apparition des 12 segments dans ce même noyau entré en division, les deux files de granulations chromatiques, dans chacun d'eux, ont exactement la même longueur, ce qui n'aurait pas lieu si elles représentaient deux des 24 bâtonnets primitifs accolés longitudinalement, car la longueur de ces derniers, sans différer beaucoup, n'est pourtant pas absolument la même pour tous. D'autre part, les premières phases de la division suivent la marche normale de la karyokinèse : contraction et épaississement des replis de la charpente chromatique, dédoublement longitudinal des replis du peloton, etc.

Lorsque les progrès de la contraction permettent de suivre ces replis sur une certaine longueur de leur trajet sinueux, on n'aperçoit pas d'extrémités libres dans la cavité nucléaire. Toutefois, en raison même des sinuosités nombreuses qu'ils décrivent, on peut toujours supposer que les extrémités libres restent masquées ; d'autre part, quand la contraction plus avancée permettrait de se faire une opinion certaine

sur ce point, l'existence d'extrémités libres peut être considérée comme provenant de la segmentation transversale d'un filament unique.

Cette question, très difficile à résoudre par l'observation directe, sera discutée dans un instant.

B. — Chez les animaux.

La réduction du nombre des segments chromatiques dans les noyaux sexuels n'a été jusqu'ici étudiée en détail que dans deux espèces : l'*Ascaris megalocephala* et le *Pyrrochoris apterus*. Malheureusement, les résultats ne sont pas concordants.

Il y a, comme on l'a vu, deux variétés d'*Ascaris*. Dans l'une et dans l'autre, les cellules mères définitives des spermatozoïdes ou des œufs sont comparables aux cellules mères primordiales et aux cellules mères définitives du pollen ou du sac embryonnaire (1). Les phénomènes qu'elles présentent étant analogues, d'après M. O. Hertwig, dans les deux types d'*Ascaris*, prenons pour exemple le type le plus simple, celui par conséquent dont les cellules somatiques renferment deux chromosomes dans leurs noyaux.

Nous savons déjà que, au moment où se fait la première bipartition dans une cellule mère définitive mâle, la plaque nucléaire présente quatre segments ou chromosomes, qui proviennnent probablement du dédoublement longitudinal des deux chromosomes du noyau au repos (bien que M. O. Hertwig n'ait pas aperçu ce dédoublement). Ces quatre segments s'orientent et se séparent de telle façon que chacun des deux nouveaux noyaux en reçoit deux. Puis, sans s'entourer d'une membrane, ni passer à l'état de repos, ces deux noyaux subissent en quelque sorte une bipartition précipitée, et les deux segments de la plaque nucléaire s'isolent et se transportent en sens inverse vers les pôles ; chacun des quatre noyaux ne reçoit

(1) Rappelons, au sujet du sac embryonnaire, que la cellule mère primordiale chez les *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, devient directement, sans se diviser en cellules filles, le sac embryonnaire.

ainsi qu'*un seul segment* ou chromosome. La réduction numérique n'a donc lieu qu'au moment de la *seconde bipartition* du noyau de la cellule mère.

Les mêmes faits se retrouvent lors de la bipartition du noyau de la cellule mère ovulaire, avec cette différence que l'un des deux premiers noyaux formés ne subit pas, comme son congénère, une seconde bipartition, puisque, dans le cas actuel, il ne se fait que deux globules polaires.

Par conséquent, dans les deux cas, la seconde bipartition constitue une division réductionnelle et non équationnelle, réalisée, d'après M. O. Hertwig, par un processus particulier, dû à l'absence de stade de repos après la première bipartition nucléaire.

M. Platner admet aussi que, dans le *Limax* (1), chez lequel il a étudié la spermatogenèse, c'est au stade de la seconde bipartition que la réduction du nombre des chromosomes se produit.

Chez le *Pyrrochoris*, d'après M. Henking, le noyau de la cellule mère séminale présente, au moment de sa naissance, 24 chromosomes de forme sensiblement globuleuse. Lorsque ce noyau entre en division, on voit aussi réapparaître 24 globules chromatiques, qui se montrent groupés deux à deux; la plaque nucléaire paraît ensuite formée, quand on la regarde de profil, par deux séries parallèles de globules chromatiques. Il en résulte qu'il y a, de chaque côté du plan équatorial, 12 éléments chromatiques; chacun des nouveaux noyaux reçoit une moitié de la plaque, c'est-à-dire 12 éléments. La première bipartition est donc réductionnelle. Dans la seconde, au contraire, les 12 éléments se partagent chacun en deux moitiés, de sorte que la division est équationnelle et que chacun des quatre noyaux spermatiques reçoit 12 chromosomes.

M. Henking a observé des faits semblables dans la formation des globules polaires du même animal. De même que

(1) Platner, *Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihre Theilung* (*Archiv für mik. Anat.*, t. XXXVIII, 1889).

chez l'*Ascaris*, il n'y a pas de stade de repos après la première bipartition.

Comme on le voit, il existerait une différence essentielle entre les espèces animales étudiées, quant au moment ou se fait la réduction nucléaire. Chez les plantes, au contraire, la réduction se produit toujours à la même phase de l'évolution des noyaux sexuels.

Il est probable que des observations ultérieures montreront qu'une telle différence chez les animaux n'existe pas. L'opinion de M. O. Hertwig, que la division réductionnelle est la conséquence du processus particulier de bipartition, présenté par la cellule mère sexuelle et caractérisé par l'absence de stade de repos entre la première et la seconde division, ne paraît guère fondée, puisque ce stade de repos fait aussi défaut chez le *Pyrrochoris*. D'ailleurs, il semble que les faits décrits par M. O. Hertwig présentent certaines lacunes, notamment au point de vue des prophases de la division du noyau de la cellule mère, Il importerait de savoir, par exemple, comment se forment les quatre chromosomes observés par M. O. Hertwig, au moment de la première bipartition du noyau d'une cellule mère définitive, appartenant au type dont les noyaux somatiques et les cellules mères primordiales renferment deux chromosomes.

M. Henking essaie de concilier ses résultats avec ceux de M. O. Hertwig et de montrer, par un schéma différent (*loc. cit.* p. 729, pl. 37, fig. 122), que la réduction, dans l'*Ascaris*, peut être rapportée à la première bipartition, comme dans le *Pyrrochoris*; mais son explication, dans laquelle il suppose que les deux chromosomes, nés par dédoublement d'un chromosome primitif, se rendent l'un et l'autre au même pôle, ne saurait être admise sans plus ample informé.

En tout cas, les phénomènes observés chez le *Pyrrochoris*, concordent, sur le point essentiel, avec ceux que j'ai constatés chez les plantes, puisque la réduction s'y fait au même stade que chez ces dernières, c'est-à-dire dès la première bipartition de la cellule mère; mais, quand on compare la façon

dont elle se produit dans les deux cas, il semble au premier abord que les phénomènes diffèrent pendant les prophases de la division.

En effet, lorsque la charpente chromatique réticulée fait place, chez le *Pyrrochoris*, à des éléments distincts, ces derniers apparaissent, d'après M. Henking, sous la forme d'anneaux, qui sont au nombre de 12. Puis, chaque anneau s'étrangle de façon à donner deux globules chromatiques qui restent souvent situés côte à côte, mais dont plusieurs pourraient cependant, d'après cet observateur, se séparer dans chaque paire. Finalement, les 24 petites masses chromatiques se disposent, comme on l'a vu, sur deux plans parallèles à l'équateur de la plaque nucléaire; les 12 masses de chaque plan se rendent au pôle correspondant pour y former un des deux nouveaux noyaux.

A mon avis, les 12 anneaux chromatiques qui se coupent chacun en deux petites masses globuleuses doivent être considérés comme formant 24 chromosomes secondaires. Il en est de même dans le Lis, avec cette différence que, chez cette plante, les deux moitiés d'un segment primaire restent unies parallèlement, dans toute leur longueur, sans s'écarter l'une de l'autre dans leur partie médiane pour prendre la forme annulaire. L'existence de cette forme annulaire, si tant est qu'elle soit réelle dans le *Pyrrochoris*, peut se concevoir facilement quand on considère ce qui se passe, au même stade de la division, dans le noyau d'une cellule mère pollinique de *Listera ovata*.

En effet, lorsque ce noyau entre en division, on aperçoit d'abord le dédoublement longitudinal dans les replis du filament pelotonné; puis 16 segments se montrent libres dans la cavité nucléaire. Pendant leur contraction, les deux moitiés longitudinales, qui forment chacun d'eux et qui étaient d'abord parallèles, se séparent ordinairement l'une de l'autre, d'abord dans leur partie médiane, ensuite à l'une de leurs extrémités, tandis qu'elles restent unies à l'autre bout. En s'incurvant chacune en sens inverse, elles prennent

ensemble l'aspect d'un fer à cheval dont les extrémités libres peuvent se rapprocher plus ou moins et même s'accoler; de sorte que, dans ce dernier cas, les deux moitiés forment un anneau. Plus tard, la contraction continuant à s'effectuer, les deux extrémités qui s'étaient rapprochées ou même accolées se séparent de nouveau; les moitiés du fer à cheval se raccourcissent, sans cesser d'être unies par les deux autres extrémités restées soudées dès l'origine, et elles prennent chacune l'aspect d'un croissant très épaissi en son milieu. Au moment où la plaque nucléaire se forme, ces deux croissants, représentant les deux moitiés d'un segment primaire se disposent à l'équateur du fuseau achromatique, de façon à tourner chacun leur convexité vers l'un des pôles. Vue de profil, la plaque paraît alors double, puisque les croissants sont placés sur deux plans parallèles.

J'avais déjà fait remarquer, en 1884 (1), cet aspect particulier présenté par la plaque nucléaire dans les cellules mères polliniques du *Listera*. Or, si les deux moitiés de chaque segment primaire, au lieu de prendre la forme en croissant, devenaient globuleuses comme celles qui dérivent d'un anneau chromatique chez le *Pyrrochoris*, la ressemblance serait complète entre les deux cas. Et, comme dans le *Listera* on peut suivre le dédoublement longitudinal des 16 segments primaires et les changements de forme de leurs moitiés ou segments secondaires, il ne me paraît pas douteux que le noyau sexuel du *Pyrrochoris* ne renferme, au début de sa division, que 12 segments ou chromosomes primaires, qui se dédoublent de même en 24 chromosomes secondaires et présentent des changements de forme assez semblables à ceux qu'on observe chez le *Listera*. La seule différence à noter consisterait en ce que les chromosomes secondaires, au lieu de ressembler à des croissants, deviendraient plus ou moins globuleux.

Au total, l'analogie entre le *Pyrrochoris* et les plantes peut

(1) L. Guignard, *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire*, etc., p. 19.

être considérée comme complète, non seulement sous le rapport du stade où se produit la réduction numérique des segments nucléaires, mais encore quant à la façon dont elle s'effectue. Il nous semble également que la constance des phénomènes observés à ce double point de vue, chez les végétaux, vient fournir un argument puissant en faveur de la généralisation des résultats énoncés par M. Henking.

3° CONSTITUTION DES NOYAUX. — HYPOTHÈSE DE L'INDIVIDUALITÉ DES CHROMOSOMES.

L'observation directe nous a montré qu'un noyau de cellule mère sexuelle n'offre plus, au moment de sa division, que la moitié du nombre des chromosomes qu'il renfermait à l'origine, sans qu'on puisse constater, avant son entrée en division, ni élimination, ni résorption de substance nucléaire, ni soudure deux à deux des segments primitifs. Inversement, certains noyaux du sac embryonnaire présentent constamment, dans leur bipartition, un nombre de segments plus élevé que celui qu'ils avaient reçu de leur ascendant. Ces faits peuvent-ils se concilier avec l'opinion qui tend à prévaloir, d'après laquelle les segments chromatiques seraient des individualités indépendantes, se transmettant de noyau à noyau dans la série des divisions répétées dont un organisme est le siège?

Il faut tout d'abord reconnaître que cette dernière idée semble plus vraisemblable que l'existence d'un filament continu, résultant de la soudure des segments à la dernière phase de la reconstitution du noyau. La formation d'un filament unique est assurément un phénomène compliqué, et la fixité du nombre des segments chromatiques, soit dans les noyaux sexuels, soit dans les noyaux végétatifs, se conçoit beaucoup plus facilement dans la première hypothèse.

M. E. Van Beneden (1) pense que, dans les pronucléus mâle et femelle de l'*Ascaris*, il n'existe, à un moment donné,

(1) *Nouvelles recherches sur la fécondation*, etc., p. 21, fig. 5, pl. I.

dans la charpente chromatique, qu'un cordon unique et continu, formant dans la plupart, sinon dans tous des cas, une courbe fermée. D'un autre côté, M. Boveri, qui a reconnu chez cet animal l'existence des deux types d'œufs et de spermatozoïdes dont il a été question, est disposé à croire que, dans les noyaux sexuels qui se constituent avec deux éléments chromatiques, ces deux éléments doivent rester distincts. Par contre, M. O. Zacharias admet (1), ce qui n'est pourtant pas suffisamment prouvé, que les éléments chromatiques des pronucléus se fusionnent dans l'œuf en un filament continu.

A la suite de ses observations sur la Salamandre, M. Rabl (2) avait émis l'idée que les segments pourraient bien être libres dans le noyau au repos, sans toutefois en fournir directement la preuve.

Dans son dernier travail sur le noyau (3), M. Strasburger conclut à la présence de segments libres dans les noyaux au repos. En faisant agir avec ménagement l'eau de Javelle et diverses matières colorantes sur les cellules mères polliniques (*Lilium*, *Allium*), et sur l'albumen (*Fritillaria*, *Galanthus*, *Leucoium*), il a vu des segments distincts dans le noyau au repos (4).

(1) O. Zacharias, *Archiv f. Mikrosk. Anat.*, 1887, pl. X, fig. 21 à 24.

(2) *Ueber Zelltheilung* (*Morph. Jahrb.*, t. X, p. 227).

(3) *Ueber Kern-und Zelltheilung*, p. 35 et suiv., 1888.

(4) La pluralité primordiale des éléments chromatiques dans le noyau au repos est considérée également comme très vraisemblable par M. Waldeyer (*Ueber Karyokinese*, etc... *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXII, 1888, p. 15). M. van Gehuchten a vu des tronçons nucléaires indépendants dans les cellules des glandes annexes du tube intestinal de la larve du *Ptycoptera contaminata* (*L'axe organique du noyau; La Cellule*, t. V, 1er fasc., 1889, p. 177). Plus récemment, M. Balbiani a observé chez un Infusoire cilié, le *Loxophyllum meleagris*, une structure nucléaire spéciale qui montre que, dans certains cas tout au moins, le noyau au repos renferme des chromosomes libres.

Le noyau de cet Infusoire est construit sur le type moniliforme. C'est un long chapelet composé d'un nombre variable de grains ou articles reliés les uns aux autres par de courts filaments, formés uniquement par la membrane nucléaire; ces articles n'en constituent pas moins morphologiquement un noyau unique, car cette unité se réalise à chaque époque de division fissipare, pendant laquelle tous les grains se fusionnent entre eux, à un moment

Il est à supposer que, si le filament est continu dans le noyau à l'état de repos, il doit se faire préalablement une soudure bout à bout entre les segments, au dernier stade de la division; de plus, au début de la division, la segmentation transversale est nécessaire pour redonner des segments libres. M. Strasburger fait aussi remarquer, non sans apparence de raison, qu'on ne comprend pas très bien que la soudure se fasse avec régularité, surtout si quelques-uns des segments arrivent en retard au pôle ou n'y prennent pas l'orientation nécessaire.

Cependant, nous voyons que, lorsqu'il s'agit des cellules mères polliniques définitives et de la cellule du sac embryonnaire du *Lilium*, le noyau constitué avec 24 segments chromatiques n'en présente plus que 12 au moment où il entre plus tard en division, et cela, sans qu'on observe aucun phénomène étranger à la marche normale de la karyokinèse. En outre, l'observation directe m'a montré (1) que souvent les noyaux des cellules mères polliniques du *Ceratozamia* n'offraient pas de segments libres, alors que dans les conditions spéciales où j'ai pu les examiner au moment où ils se préparaient à la division, on aurait dû en apercevoir tout au moins quelques-uns.

L'hypothèse de l'autonomie des segments chromatiques n'est guère plus conciliable avec ce qui se passe dans le sac embryonnaire pendant la formation des deux tétrades nucléaires supérieure et inférieure. En effet, peu de temps après la première bipartition du noyau primaire du sac, les deux nouveaux noyaux se distinguent l'un de l'autre par une

donné, pour former temporairement un noyau sphérique simple. Dans chacun des articles du noyau en chapelet, il y a un ou plusieurs cordons chromatiques libres et plus ou moins contournés ou pelotonnés, plongés dans un suc nucléaire riche en granulations. Ces cordons présentent une striation transversale très fine, analogue à celle qu'on observe dans les noyaux des cellules de la larve de *Chironomus*. Les granulations abondantes du suc nucléaire qui les entourent paraissent représenter les nucléoles (*Sur la structure intime du noyau du* Loxophyllum meleagris; *Zool. Anzeiger*, n°s 329 et 330, 1890).

(1) *Observations sur le pollen des Cycadées* (*Journal de botanique*, 1889).

différence de volume qui peut aller du simple au double. Quand le noyau situé vers la base se divise une première fois, il offre plus de 12 bâtonnets chromatiques, et la même augmentation de nombre se manifeste dans la seconde division qui donne les trois antipodes et le noyau polaire inférieur. Ce dernier ne tarde pas à grossir au point de paraître deux ou trois fois plus volumineux que le noyau de l'oosphère. D'autre part, le noyau polaire supérieur, qui est le frère du noyau de l'oosphère, grossit également plus que ce dernier, sans toutefois acquérir le volume du noyau polaire inférieur. Cette augmentation de volume n'est pas due simplement à une plus grande abondance du suc nucléaire, car les réactifs prouvent que la charpente chromatique devient beaucoup plus riche; en outre, au moment de la division du noyau secondaire du sac embryonnaire, le nombre des segments dépasse souvent 40. Dans les noyaux de l'albumen dérivés du noyau secondaire, ce nombre varie, tout en restant ordinairement, surtout au début, plus élevé que dans les noyaux somatiques.

Il est donc certain que les deux noyaux polaires, qui proviennent d'un noyau primitif ne renfermant que 12 segments, apportent chacun de leur côté, quand ils s'unissent pour former le noyau secondaire du sac, un nombre de segments supérieur à celui qu'ils avaient reçu de leurs ascendants. Inégale pour les deux noyaux polaires, l'augmentation de nombre n'en est pas moins incontestable.

Or, dans le cas actuel, comme dans la formation et la division des cellules mères sexuelles, les phénomènes suivent la marche normale de la karyokinèse; et, ce qui doit paraître encore plus démonstratif, c'est que les différences numériques observées dans les noyaux du sac embryonnaire se manifestent dans une même cellule et dans le même protoplasme, puisqu'elles apparaissent avant la formation des membranes des synergides, de l'oosphère et des antipodes.

Il y a donc tout lieu de croire, pour les raisons qui précè-

dent, que les segments chromatiques ne conservent pas leur autonomie, tout au moins dans les noyaux des cellules mères sexuelles définitives et dans ceux du sac embryonnaire qui n'ont aucun rôle essentiel à remplir dans l'acte de la fécondation. L'autonomie en question existe-t-elle dans les noyaux somatiques, dans les noyaux du grain de pollen et dans ses dérivés, ainsi que dans le noyau de l'oosphère, après la première bipartition des cellules mères polliniques définitives et du noyau primaire du sac embryonnaire? C'est un point qui reste à élucider. En tout cas, lorsqu'on voit un noyau, formé à l'origine avec 12 segments, en offrir un plus grand nombre quand il se divise, on est bien forcé d'admettre, si l'on suppose que ces 12 segments ne reconstituent pas un tout unique, que plusieurs d'entre eux ont dû se couper transversalement ou longitudinalement. Mais alors on observerait, dans la longueur ou dans l'épaisseur des nouveaux segments, une différence qu'on ne remarque pas et qu'on devrait pourtant apercevoir, puisque le noyau tout entier est soumis aux mêmes conditions de nutrition et que, par suite, certaines de ses parties ne peuvent pas s'accroître une fois plus que les autres.

M. O. Hertwig se demande aussi comment, dans l'*Ascaris*, l'individualité des chromosomes pourrait se conserver pendant les changements morphologiques du noyau où l'on voit, suivant l'âge, tantôt un réseau à mailles délicates, tantôt de grosses granulations accompagnées de fins granules, tantôt enfin un réticulum à grosses mailles. Le spermatozoïde du *Salamandra maculata*, apparaît comme une substance compacte et homogène; peut-on admettre, dit encore M. O. Hertwig, qu'il est formé de 12 segments indépendants, quand on n'en aperçoit aucune trace?

La même remarque est surtout applicable à l'anthérozoïde des Cryptogames vasculaires, dans lequel il est impossible de retrouver une structure nucléaire différenciée. Après sa pénétration dans l'archégone, il se transforme d'abord, d'après mes observations sur le *Pilularia globulifera*, en un

petit amas chromatique, où l'on commence par apercevoir des granulations distinctes, puis des segments courts et libres, qui se confondent ensuite avec ceux du noyau femelle. Bien qu'on ne puisse, en réalité, affirmer que ces segments ne représentent pas ceux du noyau qui a fourni l'anthérozoïde, il est pourtant difficile de supposer qu'ils préexistaient dans le corps de ce dernier.

Pour M. O. Hertwig, l'hypothèse de l'individualité des chromosomes ne rend pas plus clairs les phénomènes de la karyokinèse. La structure filamenteuse n'est pas spéciale aux chromosomes, mais presque à toutes les substances qui se multiplient par un processus compliqué. Pendant la division, il se forme des fils achromatiques qui constituent le fuseau et des fibrilles protoplasmiques radiaires autour des pôles. Dira-t-on que ces fils ou fibrilles persistent dans le noyau au repos et dans le protoplasme?

L'individualité des chromosomes dans le noyau au repos n'est donc guère admissible pour les cellules sexuelles. L'est-elle davantage pour les noyaux des cellules somatiques? C'est une question dont la solution exige encore de nouvelles recherches. En outre, l'argument qu'on a voulu tirer, en faveur de l'autonomie des segments chromatiques, du mode d'union du noyau mâle et du noyau femelle au moment de la fécondation, ne présente certainement pas non plus, comme on va le voir, la valeur qu'on a cru pouvoir lui attribuer.

4° COPULATION DES NOYAUX SEXUELS.

Chez le Lis, le premier fait à remarquer après la pénétration du noyau mâle dans l'intérieur de l'oosphère consiste en ce que ce noyau, formé par une petite masse chromatique dense et même d'apparence presque homogène, va s'accoler très rapidement au noyau femelle, qui présente au contraire la structure d'un noyau ordinaire au repos. Aucun changement ne se manifeste dans le noyau femelle avant que le noyau mâle n'ait lui-même revêtu les caractères de

l'état de repos. Pour cela, le noyau mâle grossit peu à peu, en même temps que ses éléments chromatiques deviennent distincts et forment insensiblement un réticulum ou charpente à nombreux replis; le suc nucléaire, que ce noyau tire évidemment du protoplasme de l'oosphère, apparaît et augmente de quantité; un ou plusieurs nucléoles se montrent ensuite entre les replis des éléments chromatiques. Chez le Lis, ces nucléoles sont presque toujours multiples, comme dans le noyau femelle; toutefois, leur grosseur et leur nombre sont généralement moindres que dans ce dernier.

Mais, lorsque la prophase de la division s'est manifestée dans chacun des noyaux, et le phénomène se produit en même temps dans l'un et dans l'autre, les membranes nucléaires sont encore visibles, et, quelle que soit l'étendue de la surface de contact des noyaux, leurs éléments chromatiques ne se mélangent pas de l'un à l'autre. La division de la masse commune, où l'on reconnaît toujours les deux constituants, ne peut commencer qu'autant que le noyau mâle a revêtu les caractères morphologiques d'un noyau ordinaire au repos. Il importe peu que son volume reste un peu plus petit, comme c'est le cas ordinaire chez le Lis, que celui du noyau femelle; la quantité de substance chromatique paraît égale dans chacun d'eux; par suite, la charpente du noyau mâle est un peu plus compacte. On ne peut d'ailleurs considérer ici comme substance chromatique les nucléoles compris dans les replis de la charpente.

On voit donc qu'il y a toujours accolement des deux noyaux sexuels dans l'oosphère. C'est au protoplasme de cette dernière que le noyau mâle emprunte les éléments nécessaires à sa reconstitution et non au noyau femelle, qui pendant ce temps ne manifeste aucun changement apparent ni dans sa structure, ni même dans sa position. Ce qui le prouve, c'est d'abord la possibilité, signalée chez le Lis, d'une reconstitution semblable du second noyau générateur entré exceptionnellement dans l'intérieur du protoplasme de l'oosphère; c'est aussi l'exemple de l'*Ascaris*, chez lequel

le pronucléus mâle revêt les caractères morphologiques d'un noyau au repos, alors qu'il est encore, tout au moins dans la plupart des cas, à quelque distance du pronucléus femelle, dont il reste souvent écarté, même après que la contraction des éléments chromatiques s'est manifestée dans l'un et dans l'autre; c'est, enfin, le développement analogue que peuvent présenter, dans des cas ordinairement pathologiques, il est vrai, les pronucléus mâles qui ne se réunissent pas au pronucléus femelle, lorsque plusieurs spermatozoïdes ont pénétré dans l'œuf de certains animaux (1). Par suite, l'accolement des noyaux sexuels n'est pas nécessaire pour que le noyau mâle revête les caractères d'un noyau au repos.

Ainsi, par l'ensemble des phénomènes qui précèdent la division de l'œuf, le Lis rappelle à beaucoup d'égards ce qui se passe chez l'*Ascaris*. La principale différence consiste en ce que, dans cette plante, les noyaux sexuels s'accolent toujours de bonne heure, tout en conservant leurs membranes propres jusqu'à un certain moment de la prophase de la division.

Si quelques plantes, telles que le *Fritillaria Meleagris*, offrent à ce point de vue une assez grande analogie avec le Lis, on observe au contraire, chez d'autres, pour ainsi dire tous les degrés dans la rapidité avec laquelle se fait l'union de ces mêmes noyaux sexuels. La fusion des cavités nucléaires qui a lieu encore très tardivement, c'est-à-dire peu de temps avant la division, dans le *Muscari* et l'*Ornithogalum*, chez lesquels les nucléoles des deux noyaux restent distincts, est plus hâtive dans l'*Agraphis*, l'*Alstrœmeria* et plusieurs Renonculacées, où les nucléoles eux-mêmes se fusionnent ordinairement et où toute distinction devient impossible entre la partie nucléaire dérivée du noyau mâle et celle qui provient du noyau femelle. Ces derniers cas sont les plus nombreux; ce sont ceux que M. Strasburger a observés dans ses recherches sur la fécondation.

(1) H. Fol, *Recherches sur la fécondation*, p. 262, 1879.

Cette série de variations, dans laquelle le Lis occupe l'un des points extrêmes, est assurément très intéressante, parce qu'elle permet de saisir ce qu'il y a d'essentiel dans le phénomène. En effet, puisque les éléments chromatiques du noyau mâle ne se soudent pas à ceux du noyau femelle, l'union ne peut consister qu'en un mélange des substances solubles, suc nucléaire et produit de résorption des nucléoles : c'est à cela que se réduit la copulation des noyaux.

Ainsi comprise, la copulation a lieu à un moment variable, tantôt après que les éléments chromatiques se sont déjà contractés et épaissis, les membranes nucléaires existant encore; tantôt avant tout changement dans la structure qui caractérise l'état de repos, la membrane double séparant au début les éléments chromatiques des deux noyaux ayant disparu.

Comme, dans la plupart des cas, chez l'*Ascaris*, il ne se produit même pas d'accolement entre les deux noyaux sexuels, M. E. Van Beneden en conclut que la conjugaison n'est pas nécessaire à la fécondation et que l'essence du phénomène ne réside pas dans une union de ces noyaux (1). Par contre, M. Strasburger est d'avis que la fusion des produits de l'activité des deux noyaux, suc nucléaire et son contenu, est nécessaire pour mettre en jeu le développement ultérieur de l'œuf. Il pense que, si l'on ne s'aperçoit pas, dans l'*Ascaris*, de la fusion du suc nucléaire des deux noyaux, c'est parce que les filaments nucléaires de ces noyaux ne se réunissent qu'à un stade avancé de la prophase, au moment de la formation de la plaque nucléaire à l'équateur du fuseau achromatique, tandis que, chez les plantes, cette union a lieu pendant l'état de repos (2). M. Strasburger invoque à l'appui de son opinion les résultats des recherches expérimentales de MM. O. et R. Hertwig sur le *Strongylocentrotus lividus* (3). Ces auteurs ont

(1) *Nouvelles recherches sur la fécondation*, p. 34.
(2) *Ueber Kern-und Zelltheilung*, p. 227 et 228.
(3) *Ueber den Befruchtungs-und Theilungsvorgang des Thierischen Eies unter dem Einfluss ausserer Agentien;* tirage à part, p. 144, etc.

constaté que, dans cet animal, la fusion des noyaux n'es plus possible dès qu'ils sont entrés dans la phase du peloton. Cette phase peut d'ailleurs se produire dans chacun d'eux sans qu'ils se soient préalablement unis, et c'est précisément le cas de l'*Ascaris*. Mais, tandis que dans ce dernier, l'union peut encore se faire pendant la prophase, puisque c'est alors qu'elle a lieu effectivement, il n'en est plus de même dans le *Strongylocentrotus*; car, si les noyaux restent isolés, leur évolution ne va pas au delà du début de la phase du peloton; en outre, cette évolution limitée ne se manifeste dans le noyau femelle que si l'œuf a reçu un spermatozoïde; d'autre part, la tête d'un spermatozoïde entré dans un œuf qui n'est pas encore mûr ne présente aucun changement avant la formation du premier globule polaire; d'où cette conclusion, que, dans les deux cas, les noyaux exercent l'un sur l'autre une action réciproque, directement ou indirectement déterminée par les produits de leur évolution dans le protoplasme de l'œuf.

Pour M. Strasburger, lorsque le noyau mâle copule avec le noyau femelle, alors qu'il est encore réduit à une masse chromatique dense et sans cavité nucléaire, les produits dont la fusion avec ceux du noyau femelle est nécessaire, c'est-à-dire le suc nucléaire et la substance nucléolaire, ne seraient formés qu'après l'union du noyau mâle avec le noyau femelle; et, comme ces produits dérivent, à son avis, de l'activité des filaments nucléaires, le noyau mâle peut tout aussi bien leur donner naissance après qu'avant cette union; il importe peu, pour leur action ultérieure, qu'ils se forment à tel ou tel moment. Si l'on refusait à ces produits toute influence sur le développement ultérieur du premier noyau embryonnaire, on serait presque forcé d'admettre que ce développement est dû à l'action réciproque des filaments nucléaires (1).

En résumé, si M. Strasburger considère la copulation des noyaux comme nécessaire, elle se réduirait au mélange des

(1) *Kern-und Zelltheilung*, p. 229.

sucs nucléaires et de la substance nucléolaire. Pour MM. O. et R. Hertwig, il faudrait quelque chose de plus, car leurs observations les amènent à conclure que le développement normal de l'œuf ne peut avoir lieu qu'autant que les noyaux se sont « intimement pénétrés et confondus (1) ». Mais, comme il est démontré que les éléments chromatiques ne se fusionnent ni avant, ni pendant le stade de la plaque nucléaire dans l'œuf, cette manière de voir est trop absolue. Bien que la fusion ne porte pas sur les segments chromatiques provenant du noyau mâle et du noyau femelle, ceux-ci n'en concourent pas moins ensemble, comme un noyau unique, à former la première figure de division de l'œuf.

Les variations qu'on rencontre chez les plantes dans l'union des noyaux mâle et femelle sont très instructives, et les faits que j'ai observés m'autorisent à dire que, même dans les cas où les noyaux sexuels semblent au premier abord former une masse unique, dans laquelle les membranes ont disparu au contact des deux noyaux, peu de temps après leur union, ces noyaux restent souvent, en réalité, distincts jusqu'à ce que le mâle ait revêtu les caractères morphologiques de l'état de repos. La ligne de démarcation correspondant à la surface de contact persiste plus longtemps qu'on ne l'avait pensé; elle ne disparaît qu'au moment de la prophase, et, même après le début de cette dernière, on peut encore parfois distinguer les deux groupes chromatiques appartenant au noyau mâle et au noyau femelle, dans la masse sphérique constituant le noyau de l'œuf. Mais, dans d'autres cas, la fusion des cavités nucléaires peut avoir lieu avant le commencement de la prophase : il en est ainsi, notamment, dans les plantes chez lesquelles la division de l'œuf après la fécondation est tardive, comme par exemple dans le *Thesium*, dont l'œuf se remplit, avant son premier cloisonnement, d'un grand nombre de plastides amylacés (2).

(1) *Loc. cit.*, p. 145.
(2) L. Guignard, *Observations sur les Santalacées* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.* 1885, t. XIII, fig. 20 et 21).

Au total, la fusion des cavités nucléaires peut avoir lieu, chez les plantes, à un moment variable; c'est chez le Lis qu'elle paraît se faire le plus tardivement. A cet égard, cette plante ressemblerait beaucoup à l'*Ascaris*, si, chez elle, les noyaux sexuels ne s'accolaient pas entre eux. Cet accolement, constant chez toutes les plantes que j'ai étudiées, donne à penser que la fusion des substances nucléaires autres que les segments chromatiques est nécessaire, puisque, comme on l'a vu, surtout par des exemples empruntés aux animaux, le noyau mâle peut revêtir les caractères morphologiques de l'état de repos sans se réunir au noyau femelle. Il faut remarquer d'ailleurs que, si cette fusion est nécessaire, les substances en question n'ont qu'une importance subordonnée, en ce sens que leur apparition dans le noyau mâle paraît dépendre des changements qui s'opèrent dans les filaments chromatiques, lesquels en définitive, paraissent être véritablement les éléments essentiels.

C'est surtout l'examen des premiers noyaux embryonnaires en division qui a donné à penser que les chromosomes sont des individualités morphologiques distinctes dans le noyau au repos. M. Boveri croit que chaque élément d'une plaque fille représente un des éléments qui ont formé antérieurement la charpente nucléaire. M. E. Van Beneden admet (1), par contre, que « les anses chromatiques aux dépens desquelles s'édifie un noyau ne se retrouvent pas comme telles dans les anses chromatiques qui se formeront, au moment de la division subséquente, aux dépens de ce noyau ». « Nous n'avons jamais constaté, ajoute-t-il, au stade dit *spirem* d'un noyau de blastomère en division, un cordon pelotonné unique, mais toujours deux. Chacun d'eux fournit à la plaque équatoriale deux anses primaires par *division transversale*. Il est donc probable, quoique nous n'ayons pas réussi à le constater par l'observation, que des quatre anses aux dépens desquelles se constitue un noyau,

(1) *Nouvelles recherches sur la fécondation*, etc.. page 48.

deux se juxtaposent bout à bout par une de leurs extrémités, qu'elles restent, au contraire, distinctes par les autres extrémités, et que les deux groupes, comprenant deux anses chacun, restent indépendants l'un de l'autre dans le noyau au repos. Si nous désignons par *a*, *b*, *c*, *d*, les quatre anses d'un dyaster (c'est-à-dire les anses chromatiques arrivées au pôle), le noyau au repos, formé aux dépens de ces anses, peut être représenté par la formule *ab cd*. Si nous appelons *m*, *n*, *p*, *q*, les anses chromatiques qui se formeront aux dépens de ce noyau, au moment de la division subséquente, *m* n'est pas égal à *a*, *n* à *b*, *p* à *c* et *q* à *d*; mais $m = 1/2\ ab$, $n = 1/2\ ab$, $p = 1/2\ cd$, $q = 1/2\ cd$... Il n'est malheureusement pas possible de décider si les groupes *ab*, *cd* procèdent, le premier des anses paternelles, le second des anses maternelles, ou si les anses paternelles répondent aux éléments *a*, *c*, les anses maternelles aux groupes *b*, *d*; si, en d'autres termes, les éléments paternels et maternels restent séparés dans la série des générations cellulaires successives, ou si, au contraire, il s'opère des unions bout à bout d'un segment paternel et d'un segment maternel. »

Si les choses se passent comme le dit M. E. Van Beneden, les chromosomes ne peuvent avoir une individualité morphologique, puisqu'ils se partagent dans chaque division en parties différentes. Il y aurait, en outre, une fusion partielle des éléments chromatiques pendant la reconstitution du noyau. M. O. Hertwig va plus loin et admet que toutes les particules chromatiques se mélangent dans le cours des divisions nucléaires. C'est dans ce sens que doivent être comprises, à son avis, la fusion et la pénétration des substances paternelle et maternelle à la suite de la fécondation.

5° EXISTENCE GÉNÉRALE DES SPHÈRES DIRECTRICES DANS LES CELLULES VÉGÉTALES.

Chez les animaux, le protoplasme est le siège de manifestations très caractérisées en rapport avec la division nu-

cléaire. En 1873, M. H. Fol décrivit, pour la première fois (1), les deux étoiles qui constituent l'amphiaster et qu'il considéra comme deux centres d'attraction indépendants du noyau. A partir de cette date, les asters ont fixé l'attention de tous ceux qui se sont occupés de la division cellulaire; mais c'est surtout pendant les phénomènes de la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire qu'ils ont été étudiés.

Le fuseau nucléaire, dans l'œuf de l'*Ascaris*, offre à chacune de ses extrémités un « corpuscule polaire » signalé pour la première fois par M. E. Van Beneden (2). Ce corpuscule occupe le centre d'une figure radiaire à contour circulaire, qui constitue une « sphère attractive », autour et en dehors de laquelle se développent des stries radiaires formant les « asters ». D'après les dernières observations de ce savant, les deux sphères attractives existent déjà dans l'œuf, non seulement pendant la phase du pelotonnement, mais même plus tôt, alors que les pronucléus sont encore réticulés et fort écartés l'un de l'autre. Elles apparaissent simultanément et sont peu écartées l'une de l'autre au début; leur position relativement aux pronucléus semble varier beaucoup d'un œuf à l'autre. Lorsque les pronucléus se rapprochent l'un de l'autre, elles prennent une position déterminée et vont occuper les pôles du fuseau en participant à sa formation. Ces sphères attractives n'interviennent en rien dans la constitution des noyaux des cellules filles; elles persistent à côté des noyaux en tant que portions différenciées du corps cellulaire, avec leurs corpuscules centraux, à tous les moments de la vie cellulaire. Pendant qu'un nouveau noyau prend naissance, elles se dédoublent en deux sphères, d'abord contiguës, dont la destinée ultérieure est la même que précédemment. En somme, elles constituent un organe permanent de la cellule, au même titre que le noyau lui-même; leur division précède toujours celle du noyau.

(1) H. Fol. *Die erste Entwicklung der Geryonideneies* (*Jenaische Zeitschr.*, t. VII, p. 471, 1873).

(2) *Recherches sur les Dicyémides*, 1874.

Des faits analogues ont été décrits par plusieurs auteurs, en particulier par MM. Boveri (1), Vialleton (2), Garnault (3), Vejdowsky (4), Henneguy (5). Toutefois, dans les cellules animales autres que celles des éléments reproducteurs et des tissus embryonnaires, et en dehors des phases de la division cellulaire, les sphères attractives n'avaient pas été mises nettement en évidence avant une date toute récente.

M. Solger (6) les avait bien remarquées, sous forme de taches transparentes dans les cellules pigmentaires des Poissons, mais sans apercevoir leur corpuscule central ou centrosome. L'an dernier, M. Henneguy avait aussi constaté dans les cellules embryonnaires de la Truite, la présence constante de deux sphères attractives pourvues de leur centrosome, au voisinage de chaque noyau à l'état de repos, contrairement à l'opinion de MM. Rabl et Kölliker, pour lesquels la sphère unique dans chaque cellule au repos, chez les Amphibiens, ne se dédoublerait qu'au moment de la division du noyau.

M. Flemming (7) a signalé tout dernièrement l'existence de deux sphères dans les cellules au repos de l'épithélium pulmonaire et de l'endothélium péritonéal des larves de la Salamandre. Mais, comme il n'en a vu le plus souvent qu'une seule dans les leucocytes du même animal où leur recherche est beaucoup plus facile, il se demande si, dans la période de repos complet, la cellule ne pourrait pas n'avoir qu'une seule

(1) Th. Boveri, *Ueber die Befruchtung der Eier von* Ascaris megalocephala (*Sitzungsb. der Gesellsch. f. Physiologie u. Morphologie in München*). — *Zellen-Studien*, *loc. cit.*, 1887 et 1888.

(2) Vialleton, *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche* (*Ann. des sc. nat.*, *Zool.*, 7ᵉ série, t. VI, 1888).

(3) Garnault, *Sur les phénomènes de la fécondation chez l'*Helix aspersa, etc. (*Zool. Anzeiger*, 1888).

(4) E. Vejdowsky, *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen*. Prague, 1888.

(5) F. Henneguy, *Nouvelles recherches sur la division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés* (*Compt. rend. hebdom. de la Soc. de Biol.*, 1890).

(6) B. Solger, *Ueber pigmentirt Zellen und deren Centralmasse* (*Zool. Anzeiger*, 1890).

(7) W. Flemming, *Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen* (*Anat. Anzeig.*, n° 3, 1891). — *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle; 2ᵉ Partie* (*Archiv. f. mikr. Anat.*, t. XXXVII, 1891).

sphère attractive, dont le dédoublement n'aurait lieu qu'au moment de la division du noyau.

C'est en vain qu'on avait cherché, avant mes récentes observations (1), à mettre en évidence les sphères attractives dans les cellules végétales.

M. Strasburger avait bien aperçu, au début de la division, chez le *Galanthus nivalis*, des stries protoplasmiques se dirigeant vers le noyau encore pourvu de sa membrane d'enveloppe et partant de deux points opposés correspondant aux deux pôles du fuseau futur; mais il n'avait rien vu de comparable aux sphères attractives. En 1884 et 1885, j'avais de même indiqué et représenté, dans le sac embryonnaire des *Lilium*, les figures radiaires observées aux pôles du fuseau nucléaire, sans avoir pu, toutefois, mettre en évidence les sphères attractives avec leur centrosome.

J'ai réussi depuis à en constater la présence, aussi bien pendant la division que pendant l'état de repos complet, dans les cellules mères primordiales et définitives du pollen (*Lilium, Fritillaria*, *Listera*, *Najas*); dans la cellule mère du sac embryonnaire, dont le noyau reste pendant un temps relativement assez long à l'état de repos; dans les cellules de l'appareil sexuel femelle dérivé de ce noyau; dans l'albumen de diverses plantes; dans le microsporange de l'*Isoetes* et le sporange des Fougères (*Polypodium*, *Asplenium*), avant et pendant la formation des spores.

Les phénomènes sont partout essentiellement les mêmes. Quand le noyau est à l'état de repos, on aperçoit à son contact et très rapprochées l'une de l'autre, deux très petites sphères, formées d'un centrosome entouré d'une aréole transparente limitée par un cercle granuleux (fig. 9, 42, 44). Dans le sac embryonnaire du *Listera ovata*, les sphères m'ont paru relativement plus grosses que chez le Lis, au moment de la division du noyau primaire (fig. 88). Les stries radiaires n'apparaissent nettement qu'au moment où le noyau

(1) *Sur l'existence des « sphères attractives » dans les cellules végétales* (*Compt. rend. Acad. des Sc.*, 9 mars 1891).

commence à entrer en division. Les deux sphères s'éloignent alors l'une de l'autre pour aller se placer en deux points opposés, correspondant aux pôles du fuseau futur (fig. 12, 48, 49). Puis, des stries plus marquées s'avancent de ces points vers le noyau encore pourvu de son enveloppe. Conformément à l'opinion soutenue par M. Henneguy et M. Strasburger et par moi-même, dans nombre de cas tout au moins, le fuseau a son origine dans le protoplasme (fig. 50 à 52).

Lorsque les deux moitiés de la plaque nucléaire se sont séparées à l'équateur du fuseau et qu'elles se transportent aux pôles, le centrosome se dédouble dans chaque sphère en deux nouveaux centrosomes qui sont l'origine, à chaque pôle, de deux nouvelles sphères attractives, lesquelles occupent la dépression qu'on remarque souvent sur la face externe des nouveaux noyaux (fig. 15, 16, 17, 19, 54 à 56). Parfois même il existe une légère dépression correspondant à chaque sphère. Les deux sphères se forment ainsi à chacun des pôles avant que les jeunes noyaux ne soient pourvus de leur membrane.

Après que le noyau est entré dans l'état de repos, les deux sphères avec leur centrosome restent situées côte à côte, soit au contact, soit à une faible distance du noyau, jusqu'à ce qu'une nouvelle division commence à se manifester dans la cellule. Par suite, l'existence de deux sphères attractives, même dans l'état de repos complet, me paraît être un fait général.

La position des sphères peut changer pendant l'état de repos. Lorsque la division du noyau vient d'avoir lieu, elles se trouvent à la place correspondant au pôle de la figure de division; mais, plus tard, on les trouve souvent en un autre point. Ce changement de position peut être observé, plus facilement peut-être qu'ailleurs, dans les poils staminaux du *Tradescantia* en voie de développement (fig. 102 à 105).

En raison du rôle important que les éléments en question remplissent dans la division cellulaire et de leur transmission sans discontinuité d'une cellule à l'autre, somatique ou sexuelle, j'ai cru devoir les désigner de préférence sous le nom de « *sphères directrices* ».

6° RÔLE DES SPHÈRES DIRECTRICES DANS LA FÉCONDATION.

Un fait d'une haute importance au point de vue de la fécondation et de la biologie cellulaire était de savoir quelle est l'origine de ces corps, que M. H. Fol désigne sous le nom de *centres cinétiques*. Ne les ayant pas aperçus dans les cellules à l'état de repos, ce savant avait admis qu'ils se réunissent au noyau pour ne s'en séparer qu'au début d'une nouvelle division.

M. E. Van Beneden crut plus tard (1), comme on l'a déjà fait remarquer, qu'ils apparaissent simultanément dans l'œuf et considéra comme probable qu'ils dérivent de la division qui donne naissance au second globule polaire.

D'après M. Boveri (2), leur origine devrait être rapportée au spermatozoïde. Cet observateur distingue dans l'œuf, abstraction faite du noyau, une substance fondamentale homogène dans laquelle s'étend un réticulum à mailles plus ou moins serrées, des corps vitellins, petits et gros, des granulations très fines et une substance particulière, qui, suivant l'état de déveleppement de l'œuf, est granuleuse ou filamenteuse. Cette dernière seule jouerait un rôle dans la division cellulaire ; elle constitue l' « archoplasme ». Tandis qu'un mélange d'acides acétique et picrique gonfle et change toutes les autres substances en une masse transparente, homogène et souvent creusée de vacuoles, l'archoplasme seul conserve sa structure (3). Avant l'élimination du second globule polaire, l'archoplasme forme au centre de l'œuf, autour du noyau spermatique, une couche épaisse de substance régulièrement granuleuse et distincte à sa périphérie de la substance cellulaire homogène. Après la sortie du second globule polaire, le noyau spermatique quitte cette enveloppe formée par l'archoplasme pour se porter en un point plus ou moins rapproché de la périphérie. Vers le moment où le

(1) *Nouvelles recherches sur la fécondation*, p. 57 et suiv.
(2) *Zellen-Studien* (*Jenaische Zeitschrift*, etc., 1888).
(3) *Loc. cit.*, p. 745, etc.

réticulum nucléaire commence, dans les deux noyaux sexuels, à entrer dans la phase du pelotonnement, on voit apparaître dans l'archoplasme, qui occupe le centre de l'œuf, deux corpuscules opaques, se distinguant par leur grosseur des autres granulations : ce sont les « corpuscules centraux » ou « centrosomes », formés par division d'un corpuscule unique. En se partageant en même temps et en s'amassant autour d'eux, l'archoplasme donne naissance à deux nouvelles masses sphériques ; ce sont les sphères attractives de M. E. Van Beneden.

Ainsi, tandis que ce dernier observateur voit apparaître simultanément les deux sphères attractives, M. Boveri les fait provenir d'une masse primitive unique, qui est l'archoplasme. En raison de la situation qu'occupait d'abord le noyau mâle au centre de l'archoplasme, il est vraisemblable, dit-il, que ce noyau apporte dans l'œuf un corpuscule central, ou centrosome, qui se divise ensuite en deux. Or les deux sphères attractives gouvernent la division de l'œuf : par suite, la faculté de segmentation de l'œuf dépendrait de la présence du noyau spermatique (1).

Dans ses recherches sur la fécondation du *Rynchelmis* (2), M. Vejdowsky a vu que le spermatozoïde, après sa pénétration dans l'œuf, est constitué par un petit noyau accolé à une sphère hyaline, laquelle représente la queue du spermatozoïde. A un moment donné, le noyau entre dans la sphère, que l'auteur appelle « périplaste ». Après la sortie du second globule polaire, cette sphère devient ovoïde, puis fusiforme ; le noyau spermatique en occupe le centre. Aux deux extrémités de cette petite masse fusiforme, le protoplasme ovulaire commence à former des stries radiaires, pendant que le périplaste s'y accumule pour donner naissance à deux masses sphériques, qui ne seraient autre chose que les sphères attractives, entre lesquelles se trouve le noyau sper-

(1) *Loc. cit.*, p. 755.

(2) Er. Vejdowsky, *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen*, 1re partie ; Prague, 1888.

matique devenu aussi ovoïde. C'est alors seulement que le pronucléus femelle vient s'unir au noyau spermatique ou pronucléus mâle.

Ainsi, pour M. Vejdowsky comme pour M. Boveri, le spermatozoïde apporterait dans l'œuf un élément particulier, dont le dédoublement produirait les deux sphères du premier fuseau de segmentation de l'œuf.

En 1879, M. H. Fol (1) avait cependant remarqué, après la formation des globules polaires, un centre cinétique accompagnant le pronucléus femelle et marchant en avant de lui, quand ce pronucléus quitte la périphérie pour gagner la région profonde de l'œuf. D'autre part, M. Marck (2) avait vu, dans la Limace, une figure rayonnée partant d'un point situé en avant du pronucléus femelle et l'entraînant à sa suite. Mais ces observations semblent être restées à peu près inaperçues.

En reconnaissant la présence de deux sphères directrices au contact des noyaux dans les cellules sexuelles, au cours de la formation des éléments reproducteurs, je devais nécessairement accorder une attention spéciale à la recherche de ces mêmes corps dans la cellule mâle du tube pollinique et dans l'oosphère. Je les ai aperçus d'abord dans cette dernière cellule (3) et bientôt après au contact du noyau mâle. Situées, au nombre de deux, au-dessus du noyau de l'oosphère, elles existent, également au nombre de deux, en avant du noyau mâle qui doit pénétrer dans la cellule femelle (fig. 35 *cg* et 66 *no*).

Quelques semaines après ma communication sur ce sujet, M H. Fol publiait le résultat de ses récentes observations sur la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf du *Strongylocentrotus lividus* (4).

(1) H. Fol, *Recherches sur la fécondation*, pl. VIII, fig. 16, *a*.

(2) E. L. Mark, *Bulletin Harvard College*, Cambridge, 1881.

(3) L. Guignard, *Sur l'existence des « sphères attractives » dans les cellules végétales* (*Compt. rend. Acad. des sc.*, 9 mars 1891).

(4). H. Fol, *Le quadrille des centres*, etc. (*Arch. des sc. phys. et nat.*; Genève, n° du 15 avril 1891).

Au moment où il vient d'entrer dans l'œuf de cet oursin, le spermatozoïde a la forme d'un petit cône allongé, dirigé à peu près perpendiculairement à la surface, avec la pointe tournée en avant, c'est-à-dire vers le centre de l'œuf. En se gonflant ensuite, ce cône donnera le pronucléus mâle. Attenant à la pointe, ou déjà un peu détaché en avant, se trouve un petit corpuscule rond d'où partent des stries radiaires. M. Fol lui donne le nom de *spermocentre*. Au contact du pronucléus femelle situé au centre de l'œuf, mais du côté opposé à celui où le pronucléus mâle viendra le rejoindre, se trouve également le petit corpuscule aperçu en 1879 par l'auteur, qui l'appelle aujourd'hui *ovocentre*.

Arrivé au voisinage immédiat du pronucléus femelle, le pronucléus mâle dévie de telle sorte que le spermocentre se place vis-à-vis de l'ovocentre, puis les deux pronucléus s'accolent. Bientôt l'ovocentre d'abord, le spermocentre ensuite se divisent chacun en deux corpuscules, reliés entre eux par une barre comme une haltère. De chaque côté des pronucléus conjugués, ces deux haltères se placent dans le même plan; les deux corpuscules de chacune d'elles s'écartent ensuite pour décrire dans le même plan un quart de circonférence, de sorte que ces deux demi-centres, de provenance diverse, se réunissent aux extrémités d'une même ligne, à moitié de la distance qui les séparait primitivement. C'est la *marche du quadrille*.

Le résultat est la formation de deux centres nouveaux, les *astrocentres*, situés à angle droit de la position primitive des centres sexuels; chaque astrocentre est le résultat de la réunion d'un demi-spermocentre avec un demi-ovocentre, les deux figures étoilées constituent l'amphiaster et occupent les pôles du premier fuseau de division de l'œuf fécondé.

« La fécondation consiste donc, non seulement dans l'addition de deux noyaux provenant d'individus et de sexes différents, mais encore dans la fusion, deux à deux, de quatre demi-centres provenant les uns du père, les autres de la mère, en deux astrocentres combinés. »

Telle est l'importante conclusion de M. H. Fol. C'est également celle qui résulte de mes observations sur les plantes.

Mais on a déjà pu faire cette remarque que, chez ces dernières, le noyau mâle et le noyau femelle sont, dès leur formation, accompagnés l'un et l'autre de deux sphères directrices au lieu d'une seule. Cette différence entre les animaux et les plantes existe-t-elle réellement et les phénomènes comportent-ils une variation de cette nature? C'est à l'avenir de nous renseigner à cet égard.

Il semble pourtant que la présence, chez les animaux, de deux sphères directrices, démontrée pour les cellules embryonnaires et tout au moins pour certaines cellules somatiques à l'état de repos complet, comme l'a prouvé M. Flemming, rende vraisemblable leur existence dans les cellules sexuelles. De ce que les noyaux sexuels sont des demi-noyaux quant au nombre de leurs éléments chromatiques, on ne peut inférer qu'ils ne doivent être accompagnés que d'une seule sphère, qui se diviserait à un moment donné. M. Henking figure deux sphères au dernier stade de la première bipartition de la cellule mère des spermatozoïdes dans le *Pyrrochoris*; y en a-t-il aussi deux à la fin de la seconde bipartition qui donne les quatre spermatozoïdes, ou bien l'absence d'un dédoublement de la sphère à chaque pôle du fuseau, dans cette seconde bipartition, est-elle en rapport avec l'achèvement des divisions ? C'est un point qu'il laisse dans l'ombre et qu'il serait intéressant d'élucider.

On a vu quelle est la position des sphères directrices au moment de leur fusion chez le Lis, et l'on sait d'autre part que, dans l'œuf des Phanérogames angiospermes, la première cloison formée étant transversale (fig. 86), le fuseau nucléaire qui la précède doit être vertical. A partir du moment où les sphères, qui accompagnent le noyau mâle, se fusionnent deux à deux avec celles du noyau femelle, il se fait un déplacement qui sépare les deux couples, formés chacun par deux sphères d'origine différente, et les amène peu à peu dans la position des deux pôles du fuseau futur (fig. 77, 79, 80). Leur

fusion a lieu lentement; elle ne m'a paru complète qu'à la phase où, le noyau mâle ayant cessé d'augmenter de volume au contact du noyau femelle, les membranes nucléaires vont disparaître. Après cette disparition, il n'y a plus dans chaque couple, au lieu de deux centrosomes isolés, qu'un seul centrosome une fois plus gros que chacun d'eux, entouré par l'aréole transparente qui résulte elle-même de la fusion des aréoles des deux sphères primitives (fig. 80).

Les mêmes phénomènes se passent au moment de la formation du noyau secondaire du sac embryonnaire. Mais, dans ce cas, les deux noyaux polaires étant dans un état morphologique comparable quand ils viennent se rejoindre, la fusion des sphères qui les accompagnent se fait avec plus de rapidité.

Le noyau secondaire du sac peut donc se partager avant le noyau de l'œuf; et, de fait, chez le Lis, la paroi du sac embryonnaire offre déjà en moyenne huit noyaux d'albumen au moment où le noyau de l'œuf vient seulement de subir sa première bipartition.

En pénétrant dans l'œuf animal ou dans l'oosphère, le noyau spermatique est précédé d'une sphère unique dans le premier cas, de deux sphères dans le second cas; la position des sphères directrices est donc la même pour la cellule mâle chez les animaux et chez les plantes. C'est l'inverse pour la cellule femelle, lorsque l'on compare l'œuf animal non fécondé à l'oosphère des plantes Angiospermes, puisque la sphère est surmontée par le noyau de l'œuf chez l'Oursin, tandis que le noyau est surmonté par les sphères dans le Lis.

Cette différence ne doit plus exister entre les animaux et les Gymnospermes ou les Cryptogames archégoniées.

En effet, chez les Gymnospermes telles que les Conifères, la cellule centrale de l'archégone se partage, à un moment donné du développement de l'organe femelle, en une petite cellule supérieure ou cellule de canal, et une grande cellule inférieure ou oosphère. Par le fait même de la position verticale du fuseau de division, qui donne naissance au noyau de la cellule de canal et à celui de l'oosphère, les sphères direc-

trices doivent se trouver placées au-dessous du noyau de la cellule femelle, par conséquent en un point correspondant à celui qui est occupé par la sphère unique dans l'œuf de l'Oursin.

Il en est évidemment de même dans l'oosphère des Cryptogames archégoniées, chez lesquelles il n'existe, par rapport aux Conifères, qu'une différence tout à fait secondaire, consistant dans la formation d'un nombre un peu plus élevé et variable de cellules de canal.

Chez toutes les plantes, les deux couples, formés chacun par deux sphères d'origine différente, n'en prennent pas moins la même position définitive avant la bipartition du noyau de l'œuf fécondé, puisque l'axe du fuseau nucléaire est toujours parallèle à l'axe de l'archégone ou de l'oosphère. Par suite, après la fécondation, le premier cloisonnement de l'œuf est transversal dans tous les cas.

Au total, la partie fondamentale dans l'étude morphologique de la fécondation paraît résolue : le phénomène n'est pas, comme on avait cru pouvoir l'admettre jusqu'ici, de nature purement nucléaire ; il ne consiste pas simplement dans l'union de deux noyaux d'origine sexuelle différente, mais aussi dans la fusion de deux corps protoplasmiques, dont les éléments essentiels sont les sphères directrices de la cellule mâle et de la cellule femelle.

Si les noyaux n'en ont pas moins une grande importance dans la transmission des propriétés héréditaires, la présence permanente des sphères directrices dans les cellules sexuelles et somatiques, et surtout leur fusion au moment de la fécondation, nous obligent à restituer au protoplasme le rôle primordial dans l'accomplissement du phénomène. Cette fusion appartient à l'essence même de la fécondation ; elle est nécessaire pour la formation et l'évolution ultérieure de l'œuf.

§ 7. — APERÇU DES THÉORIES ACTUELLES SUR LA FÉCONDATION.

Les diverses théories qui ont été émises sur la fécondation varient nécessairement suivant les opinions adoptées par les auteurs touchant la nature des globules polaires et leur mode de formation.

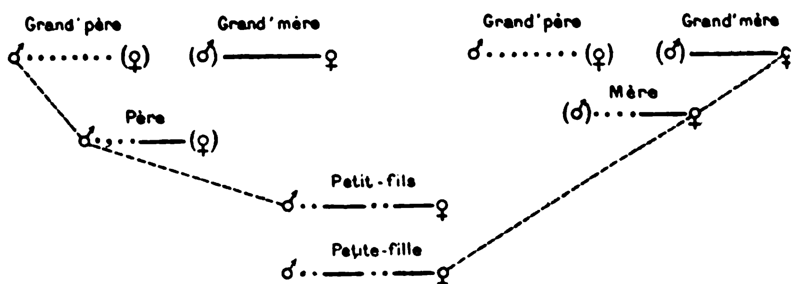
On a déjà vu en quoi consiste la théorie de l'hermaphrodisme cellulaire, telle que l'ont comprise MM. Minot, Balfour et E. Van Beneden, théorie dans laquelle la moitié mâle de la vésicule embryonnaire, expulsée sous forme de globules polaires, doit être remplacée par le noyau spermatique, lui-même débarrassé préalablement de ses éléments femelles. L'inexactitude des faits sur lesquels elle repose est aujourd'hui surabondamment prouvée, puisqu'il est démontré que les globules polaires sont des cellules au même titre que l'œuf, mais destinées à avorter, tandis que les spermatozoïdes, qui sont les homologues de ces mêmes globules et de l'œuf mûr, ont au contraire tous la même destinée. Il ne peut donc être question, à proprement parler, d'éléments mâles ou femelles. Le spermatozoïde, comme l'œuf, possède des propriétés héréditaires mâles et femelles.

Il ressort également des observations des frères Hertwig que, contrairement à l'opinion de M. E. Van Beneden, les noyaux sexuels, ou pronucléus de ce dernier auteur, sont capables parfois de se diviser. On peut couper un œuf d'oursin en plusieurs fragments dépourvus de noyau, qui s'arrondissent et restent vivants pendant un certain temps. Les spermatozoïdes qui pénètrent dans ces fragments énucléés n'en entrent pas moins en division en formant un fuseau typique. Les frères Hertwig ont également constaté que les fragments d'œufs privés de noyau peuvent se diviser sous l'influence des spermatozoïdes; le spermatozoïde lui-même se partage à plusieurs reprises en donnant de nouveaux noyaux ; il en résulte un petit groupe de cellules embryonnaires. En confirmant le fait, M. Boveri a vu, de plus, des larves

provenir de fragments d'œuf sans noyau, mais imprégnés par un seul spermatozoïde.

Chacun des pronucléus, qu'on désigne sous les noms de mâle et de femelle, étant formé en réalité d'éléments mâles et femelles, on conçoit facilement que des propriétés mâles soient transmises par la mère et des propriétés femelles par le père.

C'est ce que M. Strasburger (1) a fait ressortir, dans l'exposé de ses idées sur la fécondation, à l'aide d'un schéma représentant trois générations :



La première génération est constituée par le grand-père et la grand'mère paternels, le grand-père et la grand'mère maternels; la seconde par le père et la mère. Le père possède des éléments mâles du grand-père et des éléments femelles provenant de la grand'mère; il en est de même de la mère. Le petit-fils reçoit de son ascendant paternel un élément mâle et un élément femelle; il en reçoit autant de sa mère. Il contient donc 4 plasmas différents dans son noyau; son propre fils en contiendra 8, et le nombre de ces plasmas ancestraux se multipliera en progression géométrique. On verra dans un instant à quelle théorie la question des plasmas ancestraux a donné lieu.

Remarquons d'abord que, si chaque espèce vivante se distingue des autres espèces par une foule de propriétés particulières, il est logique de supposer que cela tient à ce que

(1) *Neue Untersuch.*, p. 135.

chaque espèce possède une substance matérielle qui lui est propre. Cette substance a reçu de Nægeli le nom *d'idioplasme*.

Pour ce savant, l'idioplasme est un réseau répandu dans tout l'organisme de l'individu, traversant ses cellules et ses noyaux et variant suivant la catégorie des tissus qu'il occupe.

A l'époque où Nægeli a formulé sa théorie, on n'était pas encore arrivé à cette conception, que le noyau est le corps essentiellement actif dans l'acte de la transmission des propriétés héréditaires. Les idées de Nægeli, adoptées en partie par M. Strasburger, ont dû nécessairement subir des modifications conformes aux résultats des observations faites par ce dernier savant et par M. O. Hertwig.

Il en a été de même pour la théorie primitive de M. Weismann, que l'auteur s'est efforcé d'adapter aux découvertes faites successivement dans ces dernières années.

M. Weismann a établi d'abord une distinction fondamentale entre les organismes unicellulaires et les organismes pluricellulaires. Les premiers, par le fait même de la faculté qu'ils possèdent de se multiplier par division, sont immortels. Il n'en est plus de même pour les organismes pluricellulaires, à l'exception de leurs cellules sexuelles; comme les organismes unicellulaires, elles ont une faculté de multiplication indéfinie et ne sont pas périssables. M. Weismann distingue donc, dans un organisme pluricellulaire, les cellules somatiques périssables et les cellules sexuelles immortelles. Or, ces dernières ne peuvent provenir des cellules somatiques, mais seulement et directement de l'œuf.

Les résultats obtenus, il y a quelques années, dans l'étude des Diptères, ont paru fournir un appui solide à cette manière de voir. Chez ces organismes, il se fait, dès les premières segmentations embryonnaires, une séparation entre les cellules somatiques et les cellules sexuelles; ces dernières sont formées de très bonne heure et persistent telles quelles jusqu'à la génération suivante. La substance germi-

native ou plasma germinatif (*Keimplasma*) d'une génération se transmet donc directement à la génération subséquente, et il y a continuité dans cette transmission. On peut dire alors, avec M. Nussbaum, que l'espèce, représentée par les éléments sexuels, est immortelle, tandis que les individus, représentés par les cellules somatiques, sont périssables. L'espèce est comparable à une souche vivace, et les individus ressemblent aux feuilles caduques que porte cette souche.

Mais cette conclusion, qu'il y a continuité dans la transmission du plasma germinatif d'un œuf à l'autre n'est admissible que pour les Diptères. Chez les Hydraires, par exemple, où l'on pourrait croire qu'il en est de même, le fait n'est pas évident ; chez les Vertébrés, les cellules sexuelles proviennent de cellules somatiques. C'est pourquoi M. Weismann modifie la manière de voir de M. Nussbaum en disant que le rapport des cellules sexuelles avec l'œuf consiste en ce que, dans le cours de chaque ontogénie, une partie du protoplasme qui forme la cellule ovulaire de l'ancêtre n'est pas employée dans la constitution de l'organisme qui dérive de ce dernier, mais reste intacte et réservée pour les cellules germinatives ou sexuelles de la génération suivante. M. Weismann n'admet donc pas, avec M. Nussbaum, la continuité des cellules sexuelles, mais seulement la *continuité du plasma germinatif* qui se mélange aux cellules d'où proviendront plus tard les cellules sexuelles. Il établit une distinction entre le *protoplasme germinatif* et le *protoplasme somatique*, qui est la base des cellules périssables.

En 1885, la théorie du protoplasme germinatif a dû subir des modifications, à la suite des travaux de M. Strasburger et de MM. Hertwig, qui montrèrent que le noyau cellulaire, non seulement renferme la substance fécondante, mais doit aussi être considéré comme le support des propriétés héréditaires que l'ancêtre transmet à ses descendants.

M. Weismann rapporta donc au noyau les propriétés héréditairement transmissibles. Pour lui, la substance nucléaire ne serait pas tout entière transmissible : une partie seule-

ment resterait intacte dans sa constitution pendant tout le cours du développement de l'individu, pour devenir le point de départ de nouveaux développements; l'autre partie, beaucoup plus considérable, ne posséderait pas cette propriété et subirait des modifications variables.

En effet, les tissus cellulaires de l'embryon étant de nature différente et se différenciant en organes différents, la substance nucléaire doit aussi subir, d'après M. Weismann, des variations correspondantes; de sorte que chaque tissu renferme un plasma nucléaire propre. Ces modifications commencent avec la segmentation de l'œuf; *seul, le noyau de l'œuf contient le plasma germinatif pur*.

M. Weismann donne le nom d'*histogène* au plasma nucléaire qui dérive ainsi, avec des propriétés diverses, du plasma germinatif; c'est lui qui détermine le caractère spécifique des tissus. Le plasma germinatif a la structure moléculaire la plus complexe; le plasma histogène des tissus définitifs, musculaire, nerveux, sécréteur, etc., a une structure plus simple.

Il résulte, comme conséquence de cette manière de voir, que les cellules seules qui renferment le plasma nucléaire germinatif peuvent reproduire un organisme entier, tandis que celles qui renferment le plasma histogène, qu'il s'agisse des cellules de l'ectoderme ou de l'entoderme, ont perdu cette propriété, parce que leur plasma nucléaire n'ayant qu'une structure moléculaire simple ne peut recouvrer la structure compliquée du plasma germinatif. Il faut donc qu'une partie de ce plasma germinatif reste intacte pendant tous les développements nucléaires. Les ovules et les spermatozoïdes ne se forment que lorsque le plasma germinatif a été transmis à certaines cellules dérivées du premier noyau de segmentation et l'emporte en puissance sur le plasma histogène. Par conséquent, il n'y aurait plus d'immortel que le plasma germinatif.

C'est seulement avec cette hypothèse que peut se concilier la théorie de M. Weismann sur les globules polaires.

En effet, l'œuf, comme les autres cellules, doit avoir également des caractères histologiques spécifiques, et par suite renfermer aussi du plasma nucléaire histogène, chargé de présider à son accroissement : c'est le *plasma ovogène*. Mais il est accompagné par du plasma germinatif pur. A la maturité de l'œuf, il se fait une séparation de ces deux plasmas, de la même façon que, pendant le développement embryonnaire, il y a dissociation des diverses substances nucléaires. « L'élimination des globules polaires consiste simplement, dit M. Weismann, dans l'expulsion du plasma nucléaire ovogène. » Le plasma germinatif reste dans l'œuf.

Cette façon d'envisager la signification des globules polaires a déjà subi, dans ces deux dernières années, une importante modification. M. Weismann a constaté que, dans l'œuf parthénogénétique des Daphnides, il n'y a formation que d'un seul globule polaire, tandis qu'il en naît deux dans les œufs qui sont fécondés. Le même fait a été vu par M. Blochmann dans l'œuf des *Aphis* et de quelques autres Arthropodes. M. Weismann croit que le second globule polaire, qui n'est pas formé dans les œufs parthénogénétiques, doit avoir une autre signification que le premier. Son noyau ne peut renfermer, comme il l'avait d'abord admis, du plasma ovogène ; il doit contenir du plasma germinatif pur. *La formation du second globule polaire aurait donc pour but de réduire le plasma germinatif et d'en éliminer une moitié*, qui serait remplacée par le noyau spermatique.

Dans chaque fécondation, il y a union de deux plasmas germinatifs ou ancestraux différents. Comme ils sont transmis sans changement à la génération ultérieure des cellules sexuelles, il en résulte que, dans chaque nouvelle fécondation, le nombre des plasmas ancestraux est double. Supposons 2 plasmas ancestraux dans une première génération : à la suivante il y en aura 4, à la troisième 8, à la dixième 1024. Il faut donc qu'à un moment donné cette progression géométrique s'arrête, sans quoi la masse de chacun des plasmas

ancestraux se trouverait réduite à une quantité infinitésimale. Le noyau de l'œuf à chaque génération doit expulser, d'après M. Weismann, une partie de ces anciens plasmas ancestraux pour faire place aux nouveaux qui lui sont apportés par le noyau spermatique. Ce résultat est obtenu par la formation du second globule polaire. Des phénomènes analogues doivent se passer au cours de l'évolution du noyau spermatique. Comment se fait cette expulsion?

Tandis que dans le processus normal de la divion nucléaire, les chromosomes se dédoublent en long pour transmettre une de leurs moitiés à chaque nouveau noyau dans les éléments sexuels, les chromosomes primaires non dédoublés doivent se partager simplement en deux groupes. M. Weismann admet donc deux modes de division nucléaire : l'un, normal, qui partage tous les plasmas ancestraux en deux moitiés égales et les transmet aux noyaux frères, constitue une *division équationnelle;* l'autre, qui se manifeste dans la formation des globules polaires et qui ne distribue à chacun des noyaux frères que la moitié du nombre des plasmas ancestraux du noyau primitif, représente une *division réductionnelle*.

La différence entre le développement parthénogénétique et le développement consécutif à la fécondation consisterait en ceci : « La parthénogenèse se produit lorsque la somme des plasmas germinatifs ancestraux transmis par les parents persiste dans le noyau de l'œuf. Au contraire, le développement consécutif à la fécondation exige que la moitié de ces plasmas ancestraux, contenus dans le second globule polaire, soient d'abord éliminés de l'œuf, après quoi l'autre moitié, restée dans l'œuf, s'unit au noyau spermatique pour redonner le nombre primitif. Dans les deux cas, le développement embryonnaire exige une quantité de plasma germinatif déterminée. »

Des objections très graves peuvent être faites à la manière de voir de M. Weismann. Tout d'abord, les deux divisions successives qui produisent les globules polaires, doi-

vent être avant tout, d'après cet auteur, des processus de réduction qualitative, puisqu'il faut que l'œuf élimine d'abord, grâce à la formation du premier globule polaire, son plasma ovogène. Les chromosomes du noyau de l'œuf ne seraient donc pas semblables les uns aux autres; ceux qui sont expulsés avec ce premier globule polaire devraient avoir une structure moléculaire plus simple, puisqu'ils seraient formés d'une substance somatique périssable. Or, comment distinguer dans un noyau le plasma ovogène (ou histogène) du plasma germinatif? Sur ce point les idées de M. Weismann sont purement spéculatives.

En outre, comme dans cette théorie les globules polaires ne peuvent être formés que par un mode de division réductionnel et non équationnel, M. Weismann est obligé de s'en référer aux observations de M. E. Van Beneden sur l'*Ascaris*, observations dont l'inexactitude a été démontrée par M. Boveri et d'autres, ainsi qu'on l'a vu précédemment.

M. O. Hertwig fait remarquer avec raison que les quatre spermatozoïdes, qui proviennent d'une cellule mère séminale, sans élimination d'aucun élément nucléaire, c'est-à-dire sans que leur formation s'accompagne de l'élimination de « corpuscules résiduels », doivent tous renfermer du plasma germinatif. Or, il est impossible de soutenir que la moitié seulement du noyau d'un spermatozoïde est formée par du plasma germinatif, l'autre par du plasma histogène destiné à rester inactif dans la fécondation. Et comme le pronucléus femelle et les globules polaires sont de tous points les homologues des quatre spermatozoïdes, il en résulte que les globules polaires doivent renfermer aussi du plasma germinatif.

M. Weismann répond que l'objection ne prouve rien, puisque la constatation de ce dernier fait échappe à l'observation directe, matérielle. Mais comment prouver que les fondements de sa théorie sont plus solides?

D'ailleurs, en ce qui concerne la parthénogenèse, n'a-t-on pas vu que dans certains cas, tel que celui du *Liparis dis-*

par, les œufs parthénogénétiques, comme les œufs fécondés de ce Lépidoptère, expulsent successivement deux globules polaires?

M. Weismann pense que sa manière de voir, touchant l'action de la substance nucléaire sur les propriétés de la cellule, découle logiquement de son hypothèse sur l'existence d'un plasma nucléaire histogène et d'un plasma nucléaire germinatif. A la spécialisation de la cellule doit correspondre la présence d'un plasma nucléaire déterminé. Il distingue par conséquent trois sortes de cellules correspondant à trois sortes de plasmas nucléaires : celles qui possèdent seulement un plasma spécialisé histologiquement, celles qui n'ont qu'un plasma germinatif, celles qui ont les deux à la fois.

MM. Kölliker et Hertwig, en particulier, ont fait diverses objections à la théorie de la diversité des plasmas nucléaires. Il est à remarquer d'abord que les noyaux des divers tissus offrent une grande ressemblance dans leur structure et leur constitution chimique. Tandis qu'on observe des différences histologiques très nettes dans les produits figurés du protoplasme, tels que les fibres musculaires, nerveuses, etc., on ne voit rien de pareil dans les noyaux. Il faut noter aussi que les phénomènes compliqués de la karyokinèse semblent avoir pour but de partager aussi exactement que possible la substance du noyau en deux moitiés ayant les mêmes propriétés. L'existence de différenciations de l'ordre dont il vient d'être question ne peut donc être directement constatée.

Si l'on considère, dit M. O. Hertwig, la substance nucléaire de la cellule ovulaire et de la cellule séminale comme renfermant la masse héréditaire (*Erbmasse*) paternelle et maternelle, elle doit offrir une constitution d'une grande complexité, c'est-à-dire posséder des propriétés très diverses. Pendant le développement embryonnaire, ce sont tantôt les unes, tantôt les autres, parmi ces propriétés, qui entrent en fonction et influencent les caractères de la cellule d'une

façon qui nous est inconnue. L'activité de la substance nucléaire peut être très variable, sans qu'il soit nécessaire d'admettre l'existence de noyaux différents les uns des autres. Le corps humain, par exemple, est un complexus de propriétés sans nombre. Les unes peuvent se manifester plus ou moins, suivant les individus, et produire des résultats variables. Cependant, personne n'admettra que la différence de ces résultats a pour cause une différence essentielle dans l'organisation du corps. On remarque aussi qu'à côté des propriétés qui se manifestent de préférence, il en est d'autres qui restent plus ou moins à l'état latent et sont susceptibles d'apparaître dans des conditions favorables.

Pour M. O. Hertwig, c'est aussi le cas des propriétés renfermées dans la substance nucléaire de l'œuf. Le processus du développement ne les sépare pas les unes des autres pour les distribuer entre les noyaux des tissus, comme le pense M. Weismann ; mais l'ensemble des propriétés s'accroît par la nutrition ; suivant les conditions, telle ou telle de ces propriétés se manifeste et devient apparente dans la diversité des tissus et des fonctions cellulaires. La substance héréditaire existe donc dans chaque cellule.

Dans sa critique de la théorie de M. Weismann, M. Kölliker admet que « le noyau de l'œuf fécondé renferme un idioplasme qui augmente de quantité dans le cours du développement, mais qui passe sans changement de structure dans les noyaux de toutes les cellules qui concourent à former les organes de l'embryon ».

A cette manière de voir, on peut objecter qu'une cellule épidermique, cartilagineuse, musculaire, etc., d'un animal n'est pourtant pas capable de reproduire l'organisme entier et que, par suite, elle ne doit pas contenir de plasma germinatif. Mais si l'incapacité en question est certaine, la conclusion n'est pas nécessairement fondée. Pour qu'il y ait reconstitution de l'organisme entier, il ne suffit pas de la présence pure et simple du plasma germinatif; il faut aussi que ce dernier soit placé dans des conditions appropriées.

« Comment se fait-il, disait J. Müller à une époque où la théorie cellulaire était encore dans l'enfance, que certaines cellules du corps ne peuvent pourtant pas donner d'autres cellules que leurs semblables et nullement reproduire l'organisme entier? Cela peut dépendre de ce que, tout en possédant la faculté de reproduction du tout, la métamorphose spéciale de leur substance en cartilage, par exemple, constitue un obstacle à la manifestation de cette faculté; » autrement dit, l'absence de tel ou tel développement ne peut pas être considérée comme nécessairement liée à l'absence d'une substance capable de ce développement. Est-ce que les jeunes ovules ou les cellules séminales dans l'ovaire ou dans le testicule d'un mammifère nouveau-né ne contiennent pas de la substance germinative? Cependant elles ne peuvent reproduire l'organisme, parce qu'elles ne sont pas encore en état de maturité et que les conditions nécessaires ne sont pas encore remplies.

En considérant, par comparaison, les phénomènes offerts par les plantes, on peut dire que toutes les cellules ou tout au moins la plupart des cellules du corps renferment à l'état latent toutes les propriétés héréditaires de l'espèce. Une parcelle du corps peut reproduire l'organisme tout entier. Un rameau de Saule coupé et placé dans l'eau développe des racines aux dépens des cellules qui remplissent alors une fonction toute différente de celle qu'elles avaient dans le plan du corps primitif, ce qui prouve que cette propriété leur appartenait. Inversement, une racine coupée peut donner naissance à des bourgeons, d'où proviendront plus tard des organes mâles et femelles; de sorte que les cellules sexuelles dérivent directement de la substance cellulaire d'une racine. De même, les cellules épidermiques d'une feuille de Bégonia peuvent, dans des conditions favorables, reproduire une plante entière, et l'on pourrait citer beaucoup d'autres exemples analogues. Chez les organismes animaux inférieurs, tels que les Cœlentérés, les Vers, les Tuniciers, la faculté de reproduction est semblable; de

nouveaux individus naissent de bourgeons ou de parties séparées du corps de l'animal.

Ces faits sont depuis longtemps connus; mais il était bon de les rappeler pour montrer le bien fondé de cette conclusion de M. O. Hertwig : « Le noyau, en raison des phénomènes qu'il présente pendant la fécondation, devant être considéré comme le support des propriétés héréditaires, il est tout à fait rationnel d'admettre que ce noyau est une substance qui se retrouve avec la même forme et les mêmes propriétés dans chaque cellule; une substance qui est soustraite, par son inclusion dans une vésicule spéciale, aux processus grossiers des métamorphoses de la matière; une substance qui, comme on le constate, se répartit et se transmet par un mode de division compliqué en proportion égale de la cellule mère aux cellules filles, sans subir de différenciation. De même que Nægeli admet que son idioplasme hypothétique est réparti dans tout le corps comme un réseau; de même, dans ma théorie, chaque cellule du corps renferme dans son noyau l'ensemble des propriétés héréditaires dérivées de l'œuf, tandis que les propriétés spécifiques de cette cellule sont liées au développement des produits protoplasmiques. Par suite, chaque cellule a la faculté, dans des conditions appropriées, de reproduire tout l'organisme. »

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE IX.

Fig. 1 à 9: *Lilium Martagon*.

Fig. 1. — Coupe transversale d'une très jeune anthère, au moment où apparaissent à l'extérieur les quatre proéminences correspondant aux quatre sacs polliniques futurs. — Gr. 50.

Fig. 2. — Coupe transversale de l'une de ces proéminences. Sous l'épiderme, il n'existe encore qu'une seule assise cellulaire pariétale, *cp;* les cellules mères primordiales du pollen, *cmpr*, forment deux assises assez distinctes. On voit un noyau en division dans l'une des cellules, *cmse*, de l'assise pariétale. Le groupe des cellules mères primordiales offre deux noyaux en division. — Gr. 250.

Fig. 3. — Noyau d'une cellule pariétale formé de 24 segments ou bâtonnets chromatiques déjà orientés en plaque nucléaire. — Gr. 750.

Fig. 4. — Noyau d'une cellule mère primordiale très grossi et comprimé pour montrer plus facilement les 24 segments de la plaque nucléaire. Chaque segment se montre formé de deux moitiés soudées longitudinalement. — Gr. 1000.

Fig. 5. — Segments chromatiques d'un noyau de l'assise pariétale au moment où ils arrivent à l'un des pôles du fuseau. Ce groupe de segments comprend, comme celui qui n'a pas été représenté et se rendait à l'autre pôle, 24 éléments chromatiques. — G. 750.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un sac pollinique dont la paroi n'est pas encore entièrement constituée. L'une des cellules pariétales, *cp*, offre un noyau avec 24 bâtonnets chromatiques. Le groupe des cellules mères primordiales, *cmpr*, continue à diviser activement ses cellules. — Gr. 250.

Fig. 7. — Coupe transversale d'un sac pollinique dont toutes les cellules sont définitivement formées. L'assise nourricière ou tapis *T* est différenciée; ses cellules renferment chacune deux noyaux. Les cellules mères primordiales ont donné les cellules mères définitives, *cmd*. — Gr. 250.

Fig. 8. — Quelques cellules mères définitives plus âgées. — Gr. 250.

Fig. 9. — Une cellule mère définitive plus grossie, à l'état adulte, très peu de temps avant la division qui doit donner les quatre grains de pollen. Les deux sphères directrices sont situées côte à côte, au contact du noyau. — Gr. 750.

PLANCHE X.

Fig. 10 à 27: *Lilium Martagon*. Gr. 750.

Fig. 10. — Cellule mère pollinique au début de la division du noyau. On n'aperçoit pas encore de segments libres et distincts. Le filament nu-

cléaire, épaissi et contracté, offre, au premier plan surtout, deux séries de granulations chromatiques.

Fig. 11. — Les segments chromatiques, au nombre de 12, sont libres dans la cavité nucléaire; les deux moitiés qui constituent chacun d'eux sont devenues très apparentes.

Fig. 12. — Stade un peu plus avancé. Les deux sphères directrices se sont placées en opposition aux deux pôles du fuseau futur; des stries radiaires les entourent, surtout sur les faces latérales. Quelques fils achromatiques très délicats se voient entre les segments chromatiques à travers la cavité nucléaire.

Fig. 13. — Disposition des segments chromatiques orientés en plaque nucléaire. Figure vue par le pôle du fuseau. Malgré la contraction, on distingue très facilement les deux moitiés de chacun des 12 segments.

Fig. 14. — Plaque nucléaire vue de côté. Le contour des sphères se montre sous l'aspect d'un cercle de granulations; les stries radiaires existent, mais peu apparentes.

Fig. 15. — Séparation des deux moitiés de chaque segment chromatique s'effectuant d'abord à l'extrémité tournée vers le centre de figure; ces moitiés, ou segments secondaires, sont encore unies à l'autre extrémité. Les sphères sont dédoublées à chaque pôle du fuseau.

Fig. 16. — Transport des segments secondaires aux pôles. Des fils connectifs s'étendent entre les deux groupes chromatiques.

Fig. 17. — Stade un peu plus avancé. Augmentation du nombre des fils connectifs.

Fig. 18. — Aspect de l'un des deux groupes chromatiques vu un peu obliquement par le pôle, pour montrer les 12 segments secondaires.

Fig. 19. — Reconstitution des noyaux aux pôles; contraction des segments chromatiques. La plaque cellulaire apparaît sous forme d'une ligne granuleuse, en coupe optique, à l'équateur des fils connectifs.

Fig. 20. — Aspect des deux cellules filles après la bipartition. Les sphères occupent la face externe des noyaux correspondant aux pôles du fuseau aux stades antérieurs.

Fig. 21. — Seconde bipartition de la cellule mère pollinique dans deux plans perpendiculaires.

Fig. 22. — Les deux figures de division offrent un stade différent dans chaque cellule fille et sont situées dans un même plan.

Fig. 23. — Dans la cellule de gauche, les segments chromatiques arrivés au pôle se montrent au nombre de 12.

Fig. 24. — Stade plus avancé, semblable dans chaque cellule. Apparition des plaques cellulaires.

Fig. 25. — Grain de pollen encore jeune, après sa séparation d'avec ses congénères. Son noyau unique, à l'état de repos, est accompagné par les deux sphères directrices.

Fig. 26. — Division du noyau du grain de pollen. La plaque nucléaire est formée par 12 segments doubles.

Fig. 27. — Grain de pollen adulte, avec un noyau végétatif pourvu d'un nucléole assez volumineux et d'une charpente chromatique délicate, et sa cellule génératrice fusiforme, dont le noyau est fortement colorable, sans nucléole apparent, et recouvert seulement par une mince couche d'un protoplasme propre sur les faces latérales aplaties. Les sphères occupent ordinairement l'une des extrémités de la cellule.

PLANCHE XI.

Fig. 28 à 35 et 37 à 40 : *Lilium Martagon.*
Fig. 36 : *Fritillaria imperialis.*

Fig. 28. — Grain de pollen en germination. Le noyau végétatif n'a pas encore pénétré dans le tube pollinique, où il entre cependant le premier dans la plupart des cas. A l'extrémité du tube, la cellule génératrice offre ses sphères sur l'une des faces latérales du noyau. — Gr. 750.

Fig. 29. — Cellule génératrice sortie du tube pollinique dans une culture artificielle. — Gr. 750.

Fig. 30. — Même cellule également sortie du tube pollinique, mais ayant presque conservé l'aspect qu'elle présente dans le tube. — Gr. 750.

Fig. 31. — Partie terminale d'un tube pollinique montrant, à quelque distance du sommet, le noyau végétatif *nv*, et en arrière la cellule génératrice, *cg*, encore indivise. — Gr. 250.

Fig. 32. — Division du noyau de la cellule génératrice, *ng*. Stade de la plaque nucléaire. — Gr. 250.

Fig. 33. — Plaque nucléaire du noyau précédent, avec ses 12 segments chromatiques doubles. Le protoplasme de la cellule génératrice est surtout accumulé autour des sphères aux pôles. — Gr. 750.

Fig. 34. — Segments secondaires arrivés près des pôles. — Gr. 750.

Fig. 35. — Partie terminale d'un tube pollinique montrant le noyau végétatif *nv* en voie de résorption, les deux nouvelles cellules génératrices *cg*, *cg*, encore peu éloignées l'une de l'autre, chacune avec leurs sphères directrices dans leur protoplasme propre. — Gr. 750.

Fig. 36. — Tube pollinique de *Fritillaria imperialis* présentant les mêmes caractères que ceux du Lis. — Gr. 750.

Fig. 37. — Coupe transversale d'un très jeune ovaire de Lis, au moment où les mamelons ovulaires paraissent sur les placentas. — Gr. 20.

Fig. 38. — L'un des placentas plus grossi, offrant de chaque côté, sur la coupe transversale, une proéminence qui représente un nucelle en voie de formation. — Gr. 50.

Fig. 39. — Coupe transversale plus grossie d'une proéminence nucellaire. L'une des cellules sous-épidermiques offre un noyau en division, dont la plaque comprend 24 segments chromatiques. — Gr. 750.

Fig. 40. — Coupe transversale d'un nucelle plus développé dans lequel les divisions sont encore actives et où la cellule mère du sac embryonnaire n'est pas distincte. Les noyaux offrent tous 24 segments au moment de la division. — Gr. 500.

PLANCHE XII.

Fig. 41 à 47 : *Lilium Martagon.*

Fig. 41. — Coupe passant par l'axe du nucelle, avant l'apparition des téguments. Sous l'épiderme, au sommet, la cellule axile s'est agrandie et différenciée en cellule mère du sac embryonnaire; son noyau est déjà très volumineux. — Gr. 500.

Fig. 42. — État plus avancé, correspondant à l'apparition du tégument interne de l'ovule, *ti*. La cellule mère se a pris un accroissement considérable par rapport au tissu ambiant; elle devient directement sac embryonnaire. — Gr. 500.

Fig. 43. — Coupe axile du nucelle et des téguments ovulaires, *ti*, *te*, encore peu développés autour du nucelle. Le sac embryonnaire comprime déjà fortement le tissu qui l'entoure sur les côtés et vers la base. — Gr. 250.

Fig. 44. — Sac embryonnaire d'un ovule complètement recouvert par les téguments. Le noyau primaire, accompagné des sphères directrices, en occupe d'abord le sommet. — Gr. 750.

Fig. 45. — Sac embryonnaire plus âgé, après son accroissement définitif. Des stries cytoplasmiques radiaires partent du noyau, qui pourtant n'offre aucun symptôme apparent de modification interne. — Gr. 750.

Fig. 46. — Stade un peu plus avancé, dans un sac embryonnaire dont le noyau était resté vers le sommet. Une double série de granulations chromatiques se montre dans le filament nucléaire. — Gr. 750.

Fig. 47. — Apparition de segments distincts dans le noyau, formés chacun de deux séries de granulations très nettes. Le cytoplasme s'irradie sur toute la périphérie du noyau encore pourvu de sa membrane. Les sphères n'ont pas encore changé d'aspect l'une au contact de l'autre. — Gr. 750.

PLANCHE XIII.

Fig. 48 à 61 : *Lilium Martagon*.

Fig. 48. — Les sphères occupent la place des pôles du fuseau futur; autour d'elles, sauf du côté de la membrane nucléaire, les stries cytoplasmiques radiaires sont nombreuses, tandis qu'elles ont presque disparu autour du noyau. Bien que la membrane nucléaire existe encore, on aperçoit dans la cavité nucléaire, entre les segments et les nucléoles, de très fines granulations qui réagissent comme le cytoplasme. — Gr. 750.

Fig. 49. — Même stade, dans un sac embryonnaire où la membrane nucléaire a été contractée par l'action de l'alcool absolu. — Gr. 750.

Fig. 50. — Formation des fils du fuseau à partir des sphères qui se sont légèrement éloignées l'une de l'autre. La membrane nucléaire s'est résorbée au voisinage des pôles seulement; les segments chromatiques commencent à s'orienter; il n'y a plus qu'un petit globule peu colorable de substance nucléaire. — Gr. 750.

Fig. 51. — Stade plus avancé. Les 12 segments sont plus rapprochés de l'équateur du fuseau encore incomplètement constitué. La membrane nucléaire n'a pas entièrement disparu. — Gr. 750.

Fig. 52. — Fuseau complètement formé. Les 12 segments chromatiques adhèrent, par leur bout interne, à un même nombre de fils achromatiques très marqués, entre lesquels on en voit d'autres beaucoup plus grêles. — Gr. 750.

Fig. 53. — Plaque nucléaire vue par le pôle, offrant ses 12 segments doubles. — Gr. 750.

Fig. 54. — Un fuseau montrant l'un des 12 segments chromatiques assez éloigné de l'équateur, bien que la plaque semble définitivement constituée. — Gr. 750.

Fig. 55. — Séparation et transport aux pôles des segments secondaires, encore unis partiellement à l'équateur du fuseau. Sphères dédoublées à chaque pôle. — Gr. 750.

Fig. 56. — Stade plus avancé où les segments secondaires ne sont plus unis qu'à l'extrémité tournée vers la périphérie. — Gr. 750.

Fig. 57. — Arrivés aux pôles, les segments secondaires se raccourcissent et se pelotonnent pour reconstituer le noyau. Les sphères occupent la dé-

pression correspondant au pôle. Bien qu'il ne doive pas se former de cloison cellulosique entre les noyaux, ils n'en sont pas moins unis par des fils connectifs. — Gr. 750.

Fig. 58. — Sac embryonnaire peu grossi, destiné à montrer l'inégalité de grosseur qui se manifeste entre les noyaux peu de temps après leur formation. — Gr. 250.

Fig. 59. — Division simultanée des deux noyaux du sac ; les axes des fuseaux sont presque toujours perpendiculaires l'un à l'autre. On remarque une inégalité très nette entre les noyaux, quant au nombre des segments chromatiques. — Gr. 250.

Fig. 60. — Sommet d'un sac avec le noyau en division plus grossi, pour montrer les 12 segments de la plaque nucléaire. — Gr. 750.

Fig. 61. — Noyau inférieur du même sac, offrant 20 segments chromatiques. — Gr. 750.

PLANCHE XIV.

Fig. 62 à 73 : *Lilium Martagon.*

Fig. 62. — Sac embryonnaire montrant un stade plus avancé de la division des noyaux supérieur et inférieur. — Gr. 250.

Fig. 63. — Sommet d'un sac plus grossi après la division du premier noyau supérieur avec les sphères directrices. — Gr. 500.

Fig. 64. — Division des deux noyaux au sommet du sac. Chacun d'eux offre 12 segments chromatiques. — Gr. 500.

Fig. 65. — Sac embryonnaire montrant la différence de volume entre les noyaux supérieurs et les noyaux inférieurs. — Gr. 250.

Fig. 66. — Sac embryonnaire plus grossi que le précédent, quelque temps après la formation des deux tétrades nucléaires. Au sommet, on voit les deux synergides occupant à peu près le même plan ; au-dessous, à gauche, le noyau de l'oosphère sous lequel se trouve le noyau polaire supérieur. Dans la partie inférieure du sac, se trouvent les trois cellules antipodes ; plus haut, le noyau polaire inférieur dont le volume a déjà notablement augmenté. Les sphères occupent la place correspondant aux pôles des fuseaux de division des noyaux. — Gr. 500.

Fig. 67. — Sac embryonnaire offrant : au sommet, les deux synergides ; sur le côté, l'oosphère plus allongée ; à gauche de l'oosphère, le noyau polaire supérieur : au-dessous de la vacuole centrale, le noyau polaire inférieur relativement très volumineux, surmontant les antipodes. — Gr. 250.

Fig. 68. — État un peu plus avancé montrant le rapprochement des noyaux polaires.

Fig. 69. — État adulte, bien que les noyaux polaires, dont l'union a pour résultat la formation du noyau secondaire du sac, ne soient encore accolés que sur une faible surface. — Gr. 250.

Fig. 70. — Aspect des deux noyaux polaires et de leurs sphères directrices respectives au moment où ils arrivent presque en contact. Les sphères du haut s'accouplent deux à deux avec celles du bas. — Gr. 750.

Fig. 71. — Les deux couples formés par les sphères s'écartent de chaque côté de la surface de contact des noyaux. — Gr. 750.

Fig. 72. — Autre aspect présenté par les sphères et par les noyaux polaires accolés. — Gr. 750.

Fig. 73. — Les deux sphères, avec leurs centrosomes, se sont fusionnées

dans chaque couple et entrent en activité. Les deux groupes nucléaires chromatiques constituant le noyau secondaire du sac vont former une figure de division. — Gr. 750.

PLANCHE XV.

Fig. 74 à 79 : *Lilium Martagon.*

Fig. 74. — Sommet du nucelle ovulaire après la pénétration du tube pollinique. — Gr. 250.

Fig. 75. — A l'extrémité du tube, dont la paroi ramollie laisse sortir son contenu, on remarque le noyau mâle précédé par ses deux sphères, entourées par le protoplasme propre de la cellule génératrice qui doit intervenir dans la fécondation. Le noyau de l'oosphère est surmonté par les deux sphères de la cellule femelle, un peu plus grosses que les précédentes. A droite de l'extrémité du tube, on aperçoit une synergide qui commence à se désorganiser. — Gr. 750.

Fig. 76. — Autre aspect offert par l'extrémité du tube pollinique et par l'oosphère, avant l'union des éléments mâles avec les éléments femelles. — Gr. 750,

Fig. 77. — Sac embryonnaire renfermant, au sommet, les deux synergides en voie de désorganisation ; au-dessous, le noyau mâle, à gauche, accolé au noyau femelle, à droite. Les deux couples de sphères, formés chacun d'un élément d'origine différente, sont situés sur le côté et au-dessous de la masse nucléaire commune. — Le noyau secondaire du sac offre le stade de la plaque nucléaire ; l'axe du fuseau occupe la position la plus fréquente. — Gr. 750.

Fig. 78. — Division de la plaque nucléaire du noyau secondaire du sac embryonnaire. Dans chaque groupe chromatique, le nombre des bâtonnets est voisin de 40. — Gr. 750.

Fig. 79. — Sac embryonnaire peu grossi offrant le noyau mâle à droite, au contact du noyau femelle dans l'oosphère. Les deux premiers noyaux de l'albumen sont en division. — Gr. 250.

PLANCHE XVI.

Fig. 80 à 87 : *Lilium Martagon.*
Fig. 88 : *Listera ovata.*

Fig. 80. — Œuf quelque temps après l'accolement du noyau mâle au noyau femelle. Le noyau mâle, situé en arrière et au-dessus, est plus chromatique que le noyau femelle. Les deux sphères de chaque couple ne sont pas encore fusionnées. — Gr. 750.

Fig. 81. — Début de la contraction des filaments chromatiques dans les deux noyaux encore pourvus de leurs membranes. La fusion des sphères est presque complète. — Gr. 750.

Fig. 82. — Vue d'ensemble du sac embryonnaire au moment de la division de l'œuf. Huit noyaux d'albumen viennent de se former. — Gr. 250.

Fig. 83. — Œuf du sac embryonnaire précédent, avec son noyau en division. La plaque nucléaire est formée de 24 segments chromatiques. — Gr. 750.

Fig. 84. — Plaque nucléaire d'un œuf comprimée avec précaution pour montrer ses 24 segments chromatiques. — Gr. 750.

Fig. 85. — Séparation presque complète des segments secondaires de la plaque nucléaire de l'œuf. — Gr. 750.

Fig. 86. — Embryon bicellulaire, dont le noyau est en division dans la cellule supérieure et possède 24 segments chromatiques. — Gr. 750.

Fig. 87. — Embryon plus développé, dont un noyau en division offre également 24 segments chromatiques. — Gr. 250.

Fig. 88. — Jeune ovule de *Listera*, en coupe optique, montrant le noyau primaire du sac embryonnaire en division. Les sphères directrices sont relativement très grosses. — Gr. 750.

PLANCHE XVII.

Fig. 89 à 94 : *Leucoium vernum*.

Fig. 89. — Noyaux d'albumen encore libres sur la paroi du sac embryonnaire. Les sphères directrices se remarquent au contact de trois d'entre eux. Autour de chaque noyau, le protoplasme forme des stries radiaires délicates, qui se continuent avec les fils plus épais situés entre les noyaux et sur le trajet desquels apparaîtront les cloisons cellulaires. — Gr. 500.

Fig. 90. — Trois noyaux d'albumen libres sur la paroi du sac embryonnaire et au repos. Sur la droite, on aperçoit deux sphères un peu plus rapprochées de celui des deux noyaux auxquels elles étaient évidemment accolées à un stade antérieur. — Gr. 500.

Fig. 91. — Formation du fuseau commençant par l'apparition de fils protoplasmiques, qui s'avancent à partir de deux sphères très écartées du noyau dont les segments chromatiques sont distincts, mais la membrane encore intacte. — Gr. 750.

Fig. 92. — Formation de deux figures de division, dont l'une offre trois pôles. Les membranes nucléaires sont encore intactes, les sphères relativement très éloignées de ces membranes. — Gr. 750.

Fig. 93. — Noyau situé sur la paroi du même sac embryonnaire au voisinage des précédents, mais dont les sphères sont encore accolées l'une à l'autre et à la membrane nucléaire, bien que l'aspect des segments chromatiques soit le même que celui des noyaux adjacents. — Gr. 750.

Fig. 94. — Aspect d'une des cellules de l'albumen après la formation des cloisons entre les noyaux de la première couche tapissant le sac embryonnaire. — Gr. 500.

PLANCHE XVIII.

Fig. 95 à 97 : *Galanthus nivalis*.

Fig. 95. — Première couche de noyaux d'albumen sur la paroi du sac embryonnaire. Formation des cloisons cellulaires englobant plusieurs noyaux dans chaque cellule. — Gr. 250.

Fig. 96. — Division des noyaux encore libres sur la paroi du sac. L'un des fuseaux est tripolaire. — Gr. 500.

Fig. 97. — Noyau d'une cellule d'albumen entrant en division. Une seule des sphères est visible et très rapprochée des éléments chromatiques. — Gr. 500.

Fig. 98 à 101 : *Lilium Martagon*.

Fig. 98. — Un groupe chromatique arrivé au pôle, aux derniers stades de la division d'un noyau d'albumen. Les extrémités recourbées des éléments

chromatiques entourent partiellement les deux sphères, d'où partent de nombreuses stries radiaires. — Gr. 500.

Fig. 99. — Reconstitution du peloton nucléaire. — Gr. 500.

Fig. 100. — Membrane et nucléoles formés. Les sphères occupent la dépression polaire. — Gr. 500.

Fig. 101. — Une cellule d'albumen en voie de bipartition. — Gr. 500.

Fig. 102 à 105 : *Tradescantia virginica.*

Fig. 102. — Les deux cellules terminales d'un poil d'étamine, montrant, au contact des noyaux, les sphères directrices dans la position qu'elles occupent peu de temps après la formation des noyaux. — Gr. 500.

Fig. 103. — Changement de position des sphères dans des cellules plus âgées. — Gr. 500.

Fig. 104. — Fuseau avec plaque nucléaire dans une cellule intercalaire du poil. — Gr. 500.

Fig. 105. — Partie terminale d'un poil offrant, au sommet, un noyau au repos; au centre, un noyau entrant en division; au bas, un noyau déjà divisé en deux groupes chromatiques. — Gr. 500.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

SUR

L'AÉRATION DES TISSUS MASSIFS

INTRODUCTION A L'ÉTUDE DU MÉCANISME DES ÉCHANGES GAZEUX CHEZ LES PLANTES AÉRIENNES

Par M. Henri DEVAUX

INTRODUCTION

Les tissus de certains organes ordinairement en état de vie ralentie peuvent atteindre un volume considérable, et souvent la masse ainsi formée présente une compacité remarquable. C'est ce qui a lieu, par exemple dans une betterave ou une pomme de terre. Or, ces tissus respirent (1) et leur respiration paraît être normale, même pour les cellules les plus profondes, car ces cellules ne diffèrent en rien d'essentiel de celles qui sont à la périphérie et, notamment, elles ne renferment pas d'alcool (2). Il est permis, dès lors, de se demander comment l'oxygène peut arriver à ces cellules, et comment le gaz carbonique peut être rejeté.

(1) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier, *Recherches sur la vie ralentie et sur la vie latente* (*Bulletin de la Soc. Bot.*, 12 mars et 23 avril 1880).

(2) Voy. la fin de l'article de Lechartier et Bellamy (*Comptes rendus*, LXIX, p. 466, 1869).

C'est tout d'abord dans le but de résoudre cette question que j'ai entrepris d'étudier l'*atmosphère interne des tissus massifs*. J'ai ainsi reconnu que cette atmosphère contient toujours de l'oxygène en proportion souvent considérable, et contient relativement peu de gaz carbonique. La recherche des voies par lesquelles ces gaz peuvent entrer ou sortir, et des forces qui les obligent à circuler ainsi, se posait aussitôt. C'est de la sorte que j'ai entrepris l'étude du *mécanisme* par lequel s'opère l'*aération des tissus massifs*.

DIVISION DE CETTE ÉTUDE

L'ensemble de ce travail comprend les subdivisions suivantes :

I. — HISTORIQUE.

Dans le cours de leurs expériences sur la fermentation alcoolique des fruits conservés en vase clos, MM. Lechartier et Bellamy (1) furent amenés à rechercher si l'oxygène existe dans l'atmosphère interne de ces mêmes fruits lorsque ceux-ci sont laissé dans l'air libre. Les quelques essais faits à ce sujet démontrèrent que les tissus de la pomme contiennent un gaz formé d'environ 15 p. 100 d'oxygène et 5 p. 100 de gaz carbonique, le reste étant représenté par de l'azote. C'est à cette seule indication que semble se réduire l'historique de la question particulière qui nous occupe ici, car aucun des travaux parus sur les échanges gazeux des plantes, même dans ces dernières années, ne paraît avoir abordé le cas spécial des tissus massifs. Cependant je crois devoir signaler aussi le mémoire de MM. Wiesner et Molisch (2), paru peu après mon propre travail sur le mécanisme des échanges gazeux des plantes aquatiques

(1) Lechartier et Bellamy, *loc. cit.*
(2) Wiesner et Molisch, *Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze* (*Sitzungsberichte der Kais. Akad. der Wissenschaften*, Vienne, 1889, vol. XVIII, 4-7).

submergées (1), car ces recherches renferment un certain nombre de résultats d'une application générale; j'ai eu l'occasion de vérifier l'exactitude de leurs principales conclusions, quoique des objections de détail puissent y être faites.

MM. Wiesner et Molisch ont étudié deux questions distinctes : la *filtration* et la *dialyse des gaz*. Ils ont établi tout d'abord ce point important que la membrane cellulaire ne permet absolument pas la *filtration* des gaz sous pression, à la manière des corps poreux tels que le gypse ou le graphite. Quand on observe cette filtration sur une membrane, c'est qu'il y existe des solutions de continuité.

Les expériences ont porté sur des fragments de tissus choisis parmi ceux qui étaient dépourvus de toute ouverture naturelle ou accidentelle, et les différences de pressions employées ont été parfois très considérables, sans qu'aucune filtration ait jamais été observée. Je suis cependant surpris de trouver parmi les éléments étudiés et regardés comme imperméables à l'air par simple filtration, le périderme de la pomme de terre (*loc. cit.*, p. 672 et 679). J'ai étudié avec soin ce sujet au même point de vue que les auteurs et je n'ai jamais trouvé cette imperméabilité absolue. Des lenticelles plus ou moins nombreuses traversent toujours ce périderme et laissent filtrer l'air avec la plus grande facilité. Je crois qu'il faut attribuer cette différence de résultats à ce que MM. Wiesner et Molisch ont expérimenté seulement sur des *fragments très petits de peau détachée*, tandis que j'ai toujours fait mes recherches sur la *totalité de la peau* de la pomme de terre, *non détachée des tissus vivants*. Il n'est pas impossible de trouver dans quelques cas sur une pomme de terre un fragment de peau peu étendu qui soit dépourvu de lenticelles, car celles-ci sont parfois assez éloignées les unes des autres. Mais il est alors évident que les résultats ainsi obtenus ne pourraient conduire à des notions précises sur le mécanisme des échanges gazeux de la pomme de terre.

(1) Devaux, *Du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques submergées* (*Ann. des sc. nat.*, 7e série, t. IX, 1889).

Cette objection de détail soulève une objection plus grave se rapportant à la méthode d'étude qu'ont employée MM. Wiesner et Molisch. Ces auteurs ont fait tous leurs essais sur des fragments de tissus le plus souvent morts, et toujours placés dans des conditions peu naturelles. Ce n'est donc que par une extension peu légitimée qu'on pourrait admettre que tout se passe sur le vivant comme dans leurs expériences.

En étudiant la *dialyse des gaz* à travers la membrane, les auteurs ont reconnu que les gaz ne peuvent pas traverser la membrane sèche, si celle-ci est cellulosique; ils la traversent faiblement si elle est transformée en cutine ou en lignine. Mais la traversée dialytique s'opère toujours quand la membrane est *imbibée d'eau*. Les auteurs admettent alors que la traversée se fait en suivant la loi d'Exner, c'est-à-dire exactement comme en passant à travers une lame d'eau. C'est le résultat auquel mes expériences m'avaient conduit pour les plantes aquatiques submergées, et j'avais alors émis l'opinion que cette loi devait s'appliquer à tous les tissus végétaux. Le fait que MM. Wiesner et Molisch soient arrivés à la même conclusion avant d'avoir eu connaissance de mon travail, permet de penser qu'il s'agit d'une loi générale applicable à toutes les plantes. La vérification par des mesures précises n'est cependant pas encore faite pour les plantes aériennes.

Les auteurs ont également reconnu que l'eau liquide, appliquée sur les tissus pourvus de méats, diminue beaucoup la porosité de ces tissus. Ce résultat a été retrouvé dans le cours de mes propres recherches, et je montrerai qu'on peut s'apercevoir simultanément de l'augmentation de la perméabilité et de la diminution de la porosité lors de l'application de l'eau.

Je crois inutile de faire autre chose que signaler les travaux de N. J. Müller (1), Barthélemy (2), Lietzmann (3), Mangin (4),

(1) N.-J.-C. Müller, *Untersuchungen über die Diffusion atmosphärischen Gase in der Pflanze* (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 7, 1869-1870, s. 145 ff.).

Peyrou (5), Kroutitzky (6), etc., parce que les recherches de ces auteurs ne nous éclaireraient pas beaucoup pour le sujet spécial dont nous avons à nous occuper. Je passerai donc directement à l'exposé de la méthode expérimentale que j'ai employée.

II. — MÉTHODE.

Il existe des plantes chez lesquelles, indépendamment du système de petits espaces aérifères (méats) ménagés dans la plupart des tissus, il y a de grands espaces pleins d'air appelés lacunes. Dans celles-ci on conçoit qu'il est facile de faire une prise de gaz et de l'analyser. Si la cavité de la lacune ne correspond avec l'intérieur que par l'intermédiaire des méats, on peut affirmer *a priori* que les gaz qu'elle contient ont sensiblement la même composition et la même pression que l'air des méats qui s'y ouvrent directement. Il est impossible en effet qu'il en soit autrement, parce que la diffusion de l'air des méats se fait de ce côté avec une atmosphère entièrement confinée d'autre part, et les courants de diffusion durent tant qu'un équilibre complet n'est pas établi. Toutes les fois donc que ce cas particulier se trouve réalisé, l'étude de l'atmosphère interne est des plus faciles.

Serait-il possible aussi, *pour tous les cas*, d'obtenir *une atmosphère limitée en communication directe avec les méats seulement ?*

J'ai cherché à réaliser cette condition pour étudier l'at-

(2) Barthélemy, *De la respiration et de la circulation des gaz dans les végétaux* (*Ann. des sc. naturelles*, 5e sér. t. XIX, p. 131).

(3) Lietzmann, *Ueber die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft* (*Flora*, 1887, Bd. 70, s. 339.)

(4) Mangin, *Recherches sur la pénétration ou la sortie des gaz de la plante* (*Annales de la science agronomique française et étrangère*, 1888).

(5) Peyrou, *Recherches sur l'atmosphère interne des plantes* (*Thèse de doctorat*), Paris, 1888.

(6) Kroutitzky, *Mouvements des gaz dans les plantes* (*Scripta botanica horti Universitatis Petropolitanæ*); en russe, avec résumé en allemand. Tome II, fascicule II, 1889.

mosphère interne des tubercules et des fruits. Ma première idée a été de creuser une cavité dans les tissus, de manière à créer ainsi une *lacune artificielle*. Un tube adapté à cette cavité la continue extérieurement et l'ouverture du tube est fermée par un moyen quelconque, permettant de faire des prises de gaz de temps à autre. La figure 1 représente cette disposition pour une pomme de terre. L'examen de cette figure montre que l'air contenu dans la *lacune artificielle l*, ainsi obtenue, ne peut absolument se renouveler qu'à travers tous les tissus de la pomme de terre ; sa composition représentera donc bientôt exactement celle de l'air des méats immédiatement en contact. On peut aussi concevoir que, *même en l'absence complète de méats*, l'air contenu dans cette atmosphère confinée devrait se mettre absolument en équilibre avec les cellules limitant cette cavité ; sa composition et sa pression indiqueraient donc à très peu près celles des gaz dissous dans ces cellules.

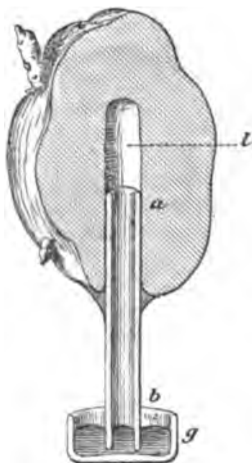


Fig. 1. — Pomme de terre préparée pour l'étude de l'atmosphère interne.

J'ai fait un certain nombre d'essais par cette première forme de la méthode. On verra plus loin que les résultats sont déjà fort satisfaisants.

Mais ici l'intégrité des tissus n'est pas entièrement respectée. La vie continue bien à se produire, mais l'opération a pu, semble-t-il, y apporter une perturbation. En réalité cette perturbation est peu sensible (voy. p. 316). Je l'ai évitée complètement dans d'autres expériences, après avoir mieux saisi la nature du problème et les conditions à remplir, et j'ai pu reconnaître que les différences des résultats obtenus sont insensibles.

Je démontrerai plus tard (p. 348, 376, 389, etc.) que tous

les sujets que j'ai eu l'occasion d'étudier possédaient une porosité *interne* très grande, tandis que l'enveloppe est moins poreuse. Dans ces conditions, tous les gaz contenus dans les méats ont *sensiblement* la même composition, que ces méats soient superficiels ou profonds. L'enveloppe est la limite véritable entre une *atmosphère interne* de composition à peu près uniforme et l'air extérieur. J'ai alors employé le dispositif ci-contre (fig. 2).

Un entonnoir est adapté *à la surface* du sujet *intact* au moyen d'un mastic convenable sans action sur la vie de la plante (cire molle, gélatine phéniquée et glycérinée, etc.). Le bas de l'entonnoir est fermé comme précédemment. Dans ces conditions, il est évident que les méats qui débouchent en *a*, par exemple, mettent bien vite en équilibre leur atmosphère avec celle de l'entonnoir. Et ceci se fait nécessairement tôt ou tard, parce que l'enveloppe est perméable (voy. par ex. p. 317). Or, l'air des méats situés en *a* diffère fort peu de celui situé au centre, ou même en *b*, *c*, *d*, comme nous venons de le dire. Par conséquent, il nous suffira de déterminer sa composition et sa pression pour avoir toutes les données nécessaires sur l'atmosphère interne elle-même.

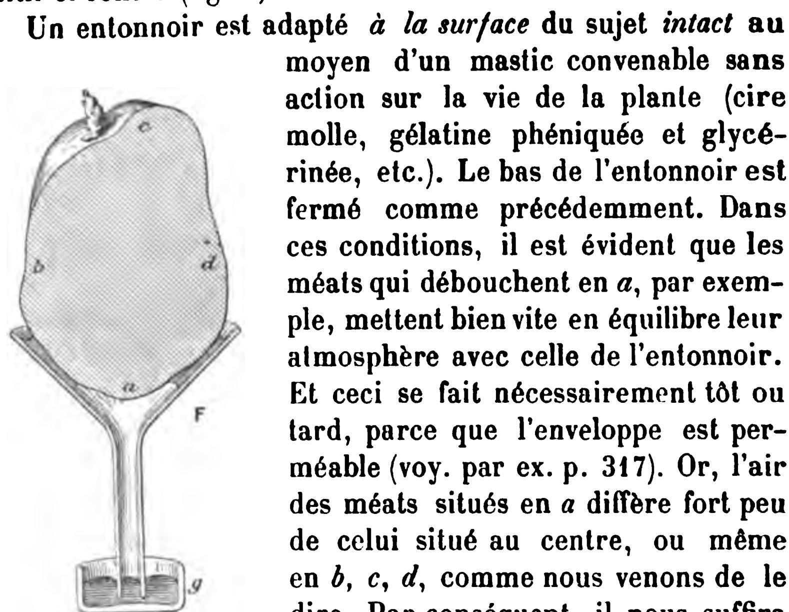


Fig. 2. — Pomme de terre F incluse entière dans un entonnoir au moyen de gélatine glycérinée.

Tels sont le principe et le dispositif très simples de ma méthode. Le principe me paraît inattaquable. Quant au dispositif, on pourra sans doute toujours le critiquer plus ou moins. Ici, par exemple, on pourra objecter qu'une notable portion de la surface étant prise diminue d'autant les surfaces d'échanges. Mais cette objection est secondaire ; il suffit d'employer un petit entonnoir, ou simplement un tube évasé.

Entre autres avantages, cette méthode présente celui-ci : il est possible de faire sur un même sujet une série de mesures expérimentales, et de comparer les résultats obtenus. C'est une *méthode d'expérimentation continue*, avantage que peuvent apprécier ceux-là seuls qui se voient obligés de sacrifier le sujet à chaque essai.

Appareils employés. — Pour l'étude spéciale que j'ai poursuivie, je n'ai pas eu besoin de compliquer beaucoup les appareils. La figure 3 représente le dispositif adopté dans un cas. On voit que la lacune artificielle *l* correspond

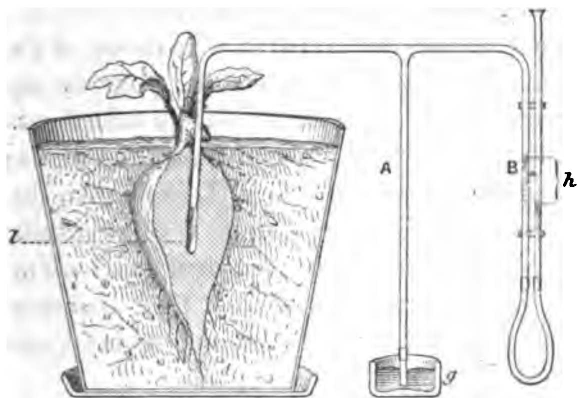


Fig. 3. — Navet n° 40. Dispositif adopté pour l'étude de l'atmosphère interne.

avec deux tubes A et B. Le premier sert à faire des prises de gaz. Le second est relié par un tube de caoutchouc à un autre tube, et le tout est disposé de manière à fonctionner comme manomètre à eau. Avant d'enfoncer le tube de verre dans la cavité préparée dans le tubercule, on badigeonne une partie de sa surface avec une solution épaisse de gélatine phéniquée. En enfonçant le tube dans le trou, la solution pâteuse remonte en grande partie, arrêtée aux bords de la cavité, et forme un bourrelet qui se solidifie bientôt ; c'est ainsi que s'établit une fermeture hermétique et antiseptique.

Dans ces conditions la plante peut prospérer longtemps et fleurir, ce qui est une preuve que les conditions vitales essentielles étaient bien respectées.

Dans un certain nombre d'autres expériences aucune cavité artificielle n'était creusée dans le sujet : un entonnoir se trouvait directement mastiqué à la surface, comme on le voit fig. 2 ; mais le reste de l'appareil était disposé comme dans la figure 3, avec un tube à prises et un manomètre à eau.

L'*appareil à analyser les gaz* est le même que celui qui j'ai employé dans mes recherches sur les plantes aquatiques (1). Son emploi ne m'a pas été moins précieux dans les circonstances actuelles que précédemment, car il était nécessaire de faire les analyses sur des quantités de gaz très petites. Pour faire une prise j'ai presque toujours transporté le sujet en expérience auprès de l'appareil à analyses, et j'ai fait une *prise directe*. Pour ceci, il m'a suffi, pour le sujet de la figure 3, par exemple, de fixer le bout du tube de caoutchouc terminant le tube A, sur l'extrémité du tube de l'appareil à analyses, située sous le mercure. La petitesse du godet G rend cette manipulation très simple. Il suffit ensuite de faire mouvoir le piston en arrière pour aspirer exactement la quantité de gaz à analyser, le plus souvent 1 à 2 dixièmes de centimètre cube. Une prise de gaz demande moins d'une minute, et le sujet est aussitôt remis à sa place.

Dans quelques cas j'ai dû adopter des dispositifs spéciaux, par impossibilité de transporter le sujet auprès de l'appareil à analyses. Voici l'un des plus simples, adopté pour une betterave de grande taille placée en pleine terre (fig. 4) (Voy. p. 304).

Un petit tube recourbé et capillaire *a b c*, normalement fermé par un index de mercure et plongé sous l'eau, sert à faire des prises de gaz. Son extrémité libre *c* porte un bout de tube de caoutchouc très court et, quand on veut faire une prise de gaz, cette extrémité est coiffée par l'ouverture de l'éprouvette à piston décrite dans un autre travail (2). Le caoutchouc permet une application parfaite en fermant les joints. On soulève alors le piston : une aspiration se produit,

(1) Devaux, *loc. cit.*, p. 43.
(2) Devaux, *loc. cit.*, p. 45.

le mercure est d'abord attiré, puis deux ou trois bulles provenant de l'intérieur des tubes clos montent dans le haut de l'éprouvette et vont se loger sous le piston. En abaissant dès lors celui-ci on renvoie le mercure en place dans le tube recourbé et l'appareil est clos. On retire l'ouverture de l'éprouvette de l'extrémité *c* du tube, en la gardant sous l'eau, et l'on ferme de suite avec le doigt. Il suffit dès lors de porter

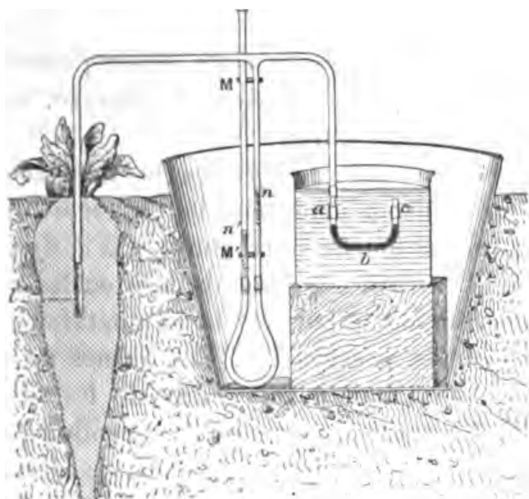


Fig. 4. — Étude de l'atmosphère interne d'une betterave située en pleine terre. Les prises de gaz sont faites par le petit tube recourbé *abc*, ordinairement clos par un index de mercure.

le gaz recueilli à l'appareil à analyses. Toute l'opération peut se faire en moins d'une minute et l'on prend aussi peu de gaz que l'on veut. Ce dispositif est simple et me paraît susceptible d'être appliqué dans d'autres cas.

Quelques critiques pourront m'être adressées au sujet de ces appareils, particulièrement celle-ci : il est possible que l'air contenu dans le bas du tube à prises n'ait pas la même composition que l'air qui est au contact du sujet lui-même. Si l'on fait des prises de gaz successives peu de temps après la mise en expérience, on trouve que la composition du mélange gazeux varie rapidement. Mais bientôt elle devient

constante et ne change plus désormais. C'est qu'à ce moment les courants de diffusion ont amené un équilibre parfait. C'est alors seulement que l'on doit faire des prises de gaz, car c'est seulement à ce moment que l'analyse de l'air confiné dans les tubes donne exactement la composition de l'atmosphère interne.

Quant à la rapidité avec laquelle s'établit cet état d'équilibre, elle est notable, comme le montrent les expériences (Voy. p. 314, 316, etc.).

Nota. — Dans le cours de cette étude j'aurai souvent à employer les termes de diffusion, de dialyse, de courants gazeux, etc. Il faut les définir.

Je désigne sous le nom de *diffusion* les déplacements moléculaires. La diffusion comprend ici l'*effusion* (diffusion de gaz libres à travers une fine ouverture) et la *dialyse* (diffusion de gaz dissous à travers les membranes ou les liquides). A l'effusion correspond la *porosité* de la membrane ; à la dialyse correspond sa *perméabilité*. Ces termes ne sont peut-être pas excellents, mais je suis obligé de les adopter faute de mieux. Enfin, toutes les fois qu'il se produira des déplacements généraux de la masse gazeuse, je désignerai ces déplacements sous le nom de *courants gazeux massifs* (Voy. par ex. p. 341).

PREMIÈRE PARTIE

AÉRATION DU TUBERCULE DE POMME DE TERRE.

J'ai fait des expériences simultanées sur des organes très divers, comme le lecteur pourra s'en apercevoir d'après les dates inscrites. Mais pour l'exposé méthodique des résultats obtenus je dois suivre un plan simple sans m'occuper beaucoup de l'ordre chronologique dans lequel ils ont été obtenus. La plus grande partie de ces résultats se rapportant à la pomme de terre, je donnerai tout d'abord un exposé complet des recherches faites sur cet organe tuberculeux. Cet exposé nous permettra d'être plus bref lorsque nous exposerons les recherches faites sur d'autres plantes. Il comprend deux chapitres :

1° Atmosphère interne et porosité de la pomme de terre;

2° Mécanisme des échanges gazeux du tubercule de la pomme de terre.

CHAPITRE PREMIER

ATMOSPHÈRE INTERNE ET POROSITÉ DE LA POMME DE TERRE.

1° *Atmosphère interne de la pomme de terre.*

Pomme de terre A. — Sujet percé d'une cavité cylindrique étroite reliée à un tube clos d'autre part. Du 7 décembre 1889 au 22 janvier 1890, l'atmosphère renfermée y reste confinée et se met en équilibre avec les gaz internes des méats. Le 22 janvier une prise de gaz est faite et analysée. Elle présente la composition suivante :

CO^2	2,6
O	16,2
Az	81,2

L'air du laboratoire analysé deux fois ce même jour avait comme composition centésimale :

CO^2	0,0
O	20,5
Az	79,5

Les niveaux du mercure dans le tube et dans la cuvette étant à peu près les mêmes, la pression totale était la même à l'intérieur qu'à l'extérieur. Mais les pressions partielles différaient, les chiffres suivants expriment les différences de pressions pour chaque gaz, la pression totale étant supposée égale à 100 :

CO^2	+2,6
O	−4,3
Az	+1,7

Il est remarquable de voir que l'azote, gaz inerte, a dans l'atmosphère interne une pression plus forte que dans l'air ambiant. Nous en verrons plus tard la cause (Voy. p. 331).

Pour les gaz oxygène et acide carbonique, la respiration explique facilement les différences observées. Ce sont ces différences de pressions propres qui déterminent les échanges entre l'atmosphère interne et l'atmosphère externe. Il est à remarquer que le rapport de ces différences n'est pas égal à l'unité.

$$\frac{\text{Différence pressions } CO^2}{\text{Différence pressions } O} = \frac{2,6}{4,3} = 0,60.$$

L'explication de ce fait sera donnée plus loin (p. 330).

A la suite de l'analyse précédente le sujet ne servit plus à aucune analyse de l'atmosphère interne, mais fut gardé pour l'étude des variations de pression qui peuvent se produire dans cette atmosphère pendant un long espace de temps.

Pression. — Le 29 janvier 1890 le tube assez long mastiqué dans la pomme de terre est courbé en U de manière à donner deux branches verticales, et je verse un peu d'eau dans la branche libre.

L'air est ainsi comprimé dans l'intérieur du tubercule

par une pression de $+380^{mm}$ d'eau. Mais cette pression ne se maintint pas, et au bout de vingt heures elle n'était plus que de 15^{mm}. Cette descente lente a paru se faire par filtration de l'air comprimé à travers les tissus du sujet. Le volume d'air filtré était de $2^{cc},9$.

Le 31 janvier les deux niveaux étaient rigoureusement égaux, ce qui indique que l'air interne possédait exactement la pression atmosphérique externe.

Le lendemain 1er février on observe une légère dépression, le niveau de l'eau étant de 3^{mm} plus élevé du côté de l'atmosphère confinée que du côté de l'air libre. Cette dépression augmente ensuite peu à peu et au bout de quelques jours devient -25^{mm} d'eau. Dès lors elle reste constante et se maintient ainsi jusqu'aux premiers jours d'octobre, c'est-à-dire pendant huit mois environ. Pendant cette longue période le sujet, laissé à l'air libre dans le laboratoire, poussait des tiges courtes et très ramifiées. En même temps il se ratatinait peu à peu en perdant de l'eau, sans que la dépression de l'atmosphère interne parût se modifier sensiblement. Pendant le mois d'octobre le sujet dépérit lentement, les pousses d'abord, puis le tubercule lui-même ; au 24 octobre le sujet paraissait mort et une dépression de -8^{mm} d'eau y existait encore. Ce fait démontre que la dépression de l'atmosphère interne cesse peu à peu d'elle-même à mesure que le vieillissement amène la mort.

L'examen du sujet sacrifié montre cependant que ses tissus étaient encore en grande partie vivants et sains ; pour les 4/5 environ, ils présentaient un aspect jaune uniforme fort différent de l'aspect qu'avait une petite portion vraiment morte. Au microscope, les cellules de la partie jaune sont bourrées d'amidon et paraissent en bon état. Il est certain cependant que le tubercule était en train de dépérir. La dépression s'affaiblissant progressivement correspondait sans doute à l'affaiblissement de la respiration, et serait arrivée à être nulle au moment de la mort.

Pomme de terre D. — Percée d'un trou cylindrique ; tubes adaptés dans la cavité et clos d'ailleurs. Mise en expérience le 12 décembre 1889.

Dans cette pomme de terre qui est volumineuse, les variations de pression artificielle, établies avec du mercure, se rétablissent assez vite probablement à travers les pores du tubercule.

La première prise, faite au bout de deux mois, le 14 février 1890, montrait la composition suivante :

CO^2	5,76
O	14,46
Az	79,78

Au même moment l'air du laboratoire avait pour composition :

CO^2	0,03
O	20,68
Az	79,29

Les différences sont :

CO^2	+ 5,73
O	— 6,22
Az	+ 0,49

Le rapport des différences de pressions est pour l'oxygène et le gaz carbonique :

$$\frac{\text{Différence pressions } CO^2}{\text{Différence pressions } O} = 0,91.$$

A l'avenir j'indiquerai ce rapport plus simplement de la manière suivante :

$$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,91.$$

La pointe du tube fut refermée à la lampe après la prise, et le sujet laissé à l'air libre, à une lumière assez vive, jusqu'au mois d'octobre, c'est-à-dire, au total, pendant dix mois. Pendant cette longue période il poussait de nombreux

bourgeons, gros et bien verts encore au 24 octobre. Tout le tubercule était alors en bon état quoique fortement ratatiné. Sa vitalité se prolongeait donc plus longtemps que celle du sujet A, peut-être parce qu'il recevait une lumière plus vive.

Le 24 octobre à 2h 30m du soir une prise de gaz ayant été faite montre que l'atmosphère interne avait la composition suivante :

CO^2	6,61
O	17,53
Az	75,85

On voit que la proportion d'azote est ici moindre que dans l'air.

Du reste les différences avec l'air sont les suivantes :

CO^2	+ 6,58
O	− 3,27
Az	− 3,32

et le rapport des différences de pression commandant les échanges est :

$$\delta p \frac{CO^2}{O} = 2,01.$$

On voit que, du 14 février au 24 octobre, la proportion d'azote a diminué notablement, tandis que le rapport $dp\frac{CO^2}{O}$ a augmenté beaucoup au-dessus de l'unité. Ce double effet tient d'une part à ce que la lumière permettait une fonction chlorophyllienne sensible dans la couche sous-péridermique du sujet, devenue verte (d'où moindre besoin d'oxygène), d'autre part à ce que la dessiccation de la surface retenait le gaz carbonique à l'intérieur, en diminuant la perméabilité (Voy. p. 339).

Pomme de terre E. — J'ai fait sur ce sujet un assez grand nombre d'analyses de l'atmosphère interne, et toutes démontrent une grande constance de composition pour celle-ci. Un trou cylindrique arrivant jusqu'au centre de la pomme

de terre se prolongeait par un tube de verre gros et court mastiqué sur l'ouverture. Un godet plein de mercure recevant l'autre extrémité du tube isolait une atmosphère confinée en relation seulement avec les méats internes de la pomme de terre. Le 14 février cette atmosphère confinée est remplacée par de l'azote mélangé de très peu d'air et, à sept heures du soir, une prise initiale est faite :

CO^2	0,00
O	1,36
Az	98,64

Le lendemain 15 février, à 5h 20m du soir une prise ayant été faite avait la composition suivante :

CO^2	4,85
O	11,18
Az	83,97

Il avait suffi de vingt-deux heures pour amener, à travers les tissus de la pomme de terre, l'arrivée de plus de 11 p. 100 d'oxygène, et le départ de plus de 14 p. 100 d'azote. Ceci peut donner une idée de la rapidité avec laquelle se produisent les échanges entre les tissus les plus profonds et la surface.

Le 17 février à 2 heures l'atmosphère confinée présentait la composition suivante :

CO^2	4,53	
O	14,85	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,76.$
Az	80,63	

On peut dire qu'à ce moment-là, c'est-à-dire au bout de trois jours, l'équilibre était atteint. Pendant les jours suivants l'atmosphère interne garde en effet une remarquable constance de composition, comme le montre le tableau suivant :

	19 fév., 4 h.	24 fév., 6 h.	28 fév., 4 h.	Moyenne.
CO^2	5,23	4,23	4,96	4,61
O	14,52	15,48	14,68	14,89
Az	80,25	80,29	80,36	80,30
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,83	0,80	0,81	0,81

On peut regarder cette moyenne comme représentant la composition normale de l'atmosphère interne à ce moment-là.

En continuant à prendre des mesures de temps à autre, on observe que cette composition s'altère lentement comme l'indique le tableau suivant :

	18 mars.	21 mars.	28 mai.	7 juin.	10 juin.
CO^2	3,69	3,31	5,43	3,79	4,06
O	16,19	16,53	14,49	17,37	16,87
Az	80,12	80,16	80,08	78,84	79,06
$\delta p \frac{CO}{} =$	0,80	0,77	0,86	1,11	1,03

Les proportions de gaz carbonique et d'oxygène semblent varier d'une manière désordonnée, mais le rapport des différences de pressions propres de ces gaz avec l'extérieur grandit sans cesse et dépasse l'unité. Cet effet paraît dû surtout à ce que la surface s'est lentement desséchée (Voy. p. 339).

Trois résultats principaux ressortent des expériences faites sur ce sujet:

1° L'atmosphère interne présente une composition constante, au moins si l'on ne considère qu'une période d'un ou deux mois.

2° L'oxygène y est en proportion très notable, le gaz carbonique en proportion faible, de sorte que l'air confiné au centre des tissus est un air relativement pur.

3° Quand on remplace l'atmosphère de la cavité interne par de l'azote, il se produit à travers les tissus des échanges gazeux assez rapides pour que la composition normale soit presque atteinte au bout de vingt-quatre heures. Il faut environ trois jours pour que l'équilibre complet soit atteint pour l'oxygène, et seulement un jour pour le gaz carbonique.

Pomme de terre F. — Un tubercule de pomme de terre intact est placé dans un petit entonnoir, et cimenté à la gélatine glycérinée, de manière à le séparer en deux parties : l'une

grande et libre dans l'air; l'autre petite, incluse dans l'entonnoir (Voy. fig. 2), p. 304. La partie tubulée de l'entonnoir plonge dans un godet à mercure, ce qui confine une certaine quantité d'air, et cet air ne peut se renouveler qu'à travers les tissus de la pomme de terre. Il se met ainsi nécessairement en équilibre au bout de quelque temps avec les gaz confinés dans ces tissus.

Le 25 février, à six heures du soir, l'atmosphère confinée est remplacée par de l'azote. Voici les compositions gazeuses trouvées ensuite par des analyses successives :

	25 fév., 6 h. (initiale).	26 fév., 5 h.	27 fév., 6 h.	28 fév., 4 h.	4 mars, 3 h. 30
CO^2	0,26	3,28	3,35	4,38	4,24
O	2,52	15,55	16,89	15,58	16,61
Az..............	97,22	81,17	79,77	80,04	79,16
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	»	0,62	0,86	0,84	1,01

On voit que pour ce sujet, comme pour la pomme de terre E, l'atmosphère confinée atteint une composition constante en très peu de temps. Cette composition est analogue à celle que nous avons trouvée pour E, et il en est de même du rapport des différences de pressions propres entre les gaz internes et les gaz externes, pour l'oxygène et le gaz carbonique. Cette ressemblance des résultats démontre que *le fait de pratiquer une ouverture dans les tissus de la pomme de terre E n'a pas eu d'influence défavorable*. Mais, par contre, il est permis de se demander par où s'effectuent les échanges entre l'atmosphère de l'entonnoir et celle de la pomme de terre F. L'expérience suivante permet de s'en rendre compte.

Porosité de la pomme de terre F. — Le 5 mai, le tube de l'entonnoir est relié par un tube de caoutchouc épais à la pompe à mercure d'Alvergniat. Au préalable, la partie de la surface de la pomme de terre incluse dans l'entonnoir a été mouillée par de l'eau. Aussitôt que le vide commence, des bulles nombreuses apparaissent sur divers points de cette surface mouillée, petites, rapides, et crèvent aussitôt.

La surface semble avoir beaucoup de très fines ouvertures. Les bulles sont de grosseurs inégales, les plus grosses atteignant la taille d'un pois, la plupart n'ayant que la grosseur d'un grain de millet.

Si l'on considère que ce tubercule est absolument intact au moment de l'expérience, et qu'il n'a même pas été touché depuis fort longtemps, on doit admettre que ces ouvertures sont normales, et que *la surface de la pomme de terre est notablement poreuse.*

En recueillant le gaz ainsi dégagé, l'on reçoit un volume constant de 17 à 18^{cc} à l'heure, sauf tout à fait au début. L'analyse montre qu'il se dégage ainsi en une heure les volumes suivants pour chaque gaz, (exprimés en centimètres cubes) :

	5 mai.	6 mai.	13 mai.
CO^2	2,25	1,24	2^{cc},56
O	2,77	3,04	2 ,92
Az	14,78	13,22	12 ,31

En prolongeant l'action du vide pendant une vingtaine d'heures on recevait un volume de gaz très supérieur au volume total du sujet, ce qui permet d'affirmer que l'air recueilli provenait bien de l'extérieur.

Tous ces faits concordant ensemble, nous pouvons affirmer que :

La pomme de terre tout entière, surface et tissus internes, est poreuse et susceptible de laisser passer l'air par simple filtration.

Les expériences diverses faites sur les sujets suivants confirment nettement cette conclusion.

2° *Porosité de la pomme de terre.*

Pomme de terre G. — Disposition semblable à celle adoptée pour la pomme de terre F. Soumise au vide, elle dégage

d'abord environ 30^cc d'air à l'heure, puis le volume se maintient à 20^cc. Ce dernier gaz avait la composition suivante :

	Composition centésimale.		Quantités absolues à l'heure.
CO^2	2,97	»	0^cc,59
O	18,61	19,18	3 ,72
Az	78,42	80,82	15 ,69
			20 ,00

La porosité totale de ce sujet est donc aussi manifeste que pour le sujet précédent.

Pomme de terre n° 45. — Pomme de terre nouvelle (récolte 1890). Préparée comme les sujets précédents, sauf que la partie incluse dans l'entonnoir a été sectionnée de manière à enlever une calotte de tissu. Cette partie incluse est d'une surface plus faible que pour les sujets précédents. En essayant l'action du vide, *des bulles se dégagent de la partie sectionnée*. On reçoit ainsi 14^cc à l'heure du gaz suivant :

	Composition centésimale.		Quantités absolues à l'heure.
CO^2	8,86	»	1^cc,24
O	16,14	17,71	2 ,26
Az	75,00	82,29	10 ,50
			14 ,00

La porosité est encore très manifeste.

N° 58. Pomme de terre nouvelle. — Incluse entière dans un entonnoir avec de la gélatine glycérinée. L'entonnoir est tenu renversé, la partie évasée tournée vers le bas, et un peu d'eau est versée par le tube, pardessus la pomme de terre. Puis je relie à la pompe à mercure, et je produis une légère dépression. Aussitôt des filets de bulles serrées et fines sortent de 3 ou 4 points de la surface du tubercule. J'augmente le vide, les bulles deviennent abondantes. Par le vide complet une mousse énorme emporte l'eau en un instant.

Ensuite on recueille en vingt minutes 12^{cc} de gaz, soit 36^{cc} à l'heure, d'un mélange dont voici l'analyse :

	Composition centésimale.		Quantités absolues à l'heure.
CO^2	3,60	»	1^{cc},30
O	18,70	19,40	6 ,73
Az	77,70	80,60	27 ,97
			36 ,00

La quantité de gaz ainsi dégagée se maintient constante.

N° 78. Pomme de terre nouvelle, intacte. — Incluse entière dans un entonnoir au moyen de cire molle. — Bulles nombreuses sortant des lenticelles dès que le vide commence. *Il suffit d'une dépression de 5 à 6 centimètres de mercure pour que les bulles se dégagent dans l'eau.*

Ce procédé d'inclusion, à la cire molle, est beaucoup plus rapide que celui à la gélatine. Je l'ai employé toutes les fois qu'il s'agisait d'aller rapidement et pour une expérience de faible durée.

N° 79. Pomme de terre nouvelle. — Les bulles dégagées sont moins abondantes, quelques lenticelles n'en donnent pas. Par contre, il en sort beaucoup de la base des bourgeons.

Ce même sujet est retiré momentanément de l'entonnoir, la partie primitivement incluse est coupée de manière que ce soit la section du sujet qui soit au contact de l'eau. On voit alors, sous l'action du vide, des bulles se dégager même de la surface de la section, surtout au centre. Mais il faut une dépression plus forte pour les produire. La grande masse des bulles part de la périphérie et s'échappe des lenticelles extérieures à la coupe. Quelques-unes, assez grosses, s'échappent aussi des bords de la surface de section, à 1^{mm} du périderme ; en y regardant de près on reconnaît alors qu'il y a une lenticelle en dessous ; on a intéressé dans la coupe le tissu lacuneux sous-lenticellaire.

Donc :

1° C'est par les lenticelles que se font les communications

avec l'extérieur. L'air y circule beaucoup plus facilement que par la section des lacunes faite en coupant les tissus.

2° L'air peut circuler dans la masse entière, même au centre, ce qui démontre la porosité totale de toute la masse.

Remarque. — J'ai fait d'autres essais qui m'ont démontré que toutes les fois qu'on sectionnait les tissus les lacunes pouvaient s'injecter d'eau et résister ensuite même à l'action du vide sans laisser échapper d'air. Ces perturbations résultant uniquement de l'expérimentation, je les passerai sous silence.

Étude anatomique. — L'examen au microscope de coupes pratiquées dans les tissus de la pomme de terre vivante montre une masse considérable de cellules séparées par de nombreux méats pleins d'air. Ces méats sont tous anastomosés entre eux et rendent la masse entière du parenchyme manifestement poreuse. Quant au périderme, il est dépourvu de méats, mais non pas partout. De places en places, la coupe a intéressé une lenticelle et l'on voit alors les méats pénétrer toute son épaisseur et venir s'ouvrir librement à l'extérieur. La chose est des plus manifestes sur une coupe un peu épaisse, car l'air gazeux forme un cône sombre dont le sommet est brusquement tronqué à la surface externe.

Les méats de la lenticelle sont plus volumineux que ceux des tissus sous-jacents, ce qui explique pourquoi les gaz se dégagent plus facilement de ces régions quand les tissus ont été sectionnés.

L'étude anatomique confirme donc entièrement les résultats de l'étude physiologique ; ils prouvent que *la masse entière de la pomme de terre est poreuse* (voy. aussi p. 346).

Autres expériences faites sur la pomme de terre. — Les autres expériences faites sur la pomme de terre ajouteraient peu de chose à ce que nous ont appris les expériences précédentes.

La porosité s'est toujours manifestée. Quant à la composition de l'atmosphère interne elle était voisine de celles que nous avons trouvées pour les sujets précédents (D, E, F), quand des perturbations secondaires, dues à l'expérimentation elle-même, ne venaient pas troubler les résultats. Un fait particulier paraît résulter de l'ensemble des expériences. C'est que l'atmosphère interne de la pomme de terre n'a presque jamais la même pression totale que l'air libre. Cette pression en diffère toujours par une quantité indiquée nettement par les manomètres à eau adaptés aux sujets. Cette différence est faible (quelques millimètres ou quelques centimètres d'eau), mais elle se maintient constante pendant fort longtemps (ex. pomme de terre A, p. 311). Elle peut être positive ou négative.

Un deuxième fait à noter est que la proportion d'azote contenue dans l'atmosphère interne est presque toujours différente de celle qui existe dans l'air libre, parfois de beaucoup. Je l'ai vue monter à 90 p. 100, et descendre à 75 p. 100. Il semble exister une relation entre la pression interne et la proportion d'azote; toutes les fois que la pression est moindre que dans l'air, on observe un excès d'azote dans l'atmosphère interne. La règle inverse semble également vraie : toutes les fois que la pression interne est plus grande que dans l'air, la proportion d'azote interne s'abaisse au-dessous de la normale.

Je réunirai ces résultats dans la conclusion suivante :

L'atmosphère interne de la pomme de terre présente presque toujours une petite différence de pressions avec l'air extérieur ; la proportion d'azote semble y varier en sens inverse ; elle est plus grande que dans l'air pour une différence négative de pression, elle est moindre pour une différence positive.

J'ai trouvé des résultats semblables pour tous les tissus massifs des diverses plantes que j'ai étudiées. J'en donnerai l'explication plus tard (Voy. p. 330).

Conclusions. — Indépendamment de la conclusion précé-

dente, nous devons résumer les résultats de ces divers essais par les conclusions suivantes :

1° *La masse totale de la pomme de terre est notablement poreuse et susceptible de laisser passer l'air par simple filtration.*

2° *C'est extérieurement par les lenticelles, intérieurement par les méats anastomosés, que se produit cette filtration.*

3° *L'atmosphère interne de la pomme de terre est assez pure, au moins chez les sujets étudiés. Elle paraît contenir de 3 à 5 p. 100 de gaz carbonique, et de 14 à 18 p. 100 d'oxygène.*

Tels sont les résultats bruts donnés par une étude comparée faite sur un assez grand nombre de sujets. Il s'agit maintenant d'entrer plus complètement dans le problème, en étudiant le mécanisme dans tous ses facteurs, et en cherchant à apprécier l'influence de ceux-ci sur la composition et la pression de l'atmosphère interne. Parmi ces facteurs il en est qui sont internes et d'ordre physiologique (*respiration*, *assimilation chlorophylienne*) ; d'autres sont externes et d'ordre physique (*porosité* et *perméabilité des tissus*) ; d'autres enfin sont des facteurs secondaires qui agissent sur les premiers (*température*, *humidité*, *pression atmosphérique*, etc.). Il ne m'a pas été possible de mesurer d'une manière complète l'influence de chacun de ces facteurs, mais j'ai pu cependant déterminer le sens de leur action et reconnaître, sur des sujets vivants et intacts, que *le mécanisme des échanges gazeux* s'opère d'une manière absolument conforme aux lois physiques de la diffusion. C'est à ma connaissance la première fois qu'une étude semblable est faite, car la plupart des auteurs se sont attachés à résoudre l'un des facteurs de la question sans que personne ait étudié jusqu'à maintenant l'enchaînement de ces facteurs dans la complexité même qui se présente chez une plante vivant normalement.

CHAPITRE II

MÉCANISME DES ÉCHANGES GAZEUX DU TUBERCULE DE LA POMME DE TERRE.

1° *Étude préliminaire de quelques facteurs : Respiration, assimilation chlorophyllienne, porosité.*

N° 67. *Pomme de terre Richsters-Imperator*, récoltée le 18 septembre 1890, dans les jardins du Muséum. Poids, 227 grammes. Ce sujet est destiné à répéter toutes les expériences déjà faites sur divers sujets et à prendre des mesures précises. Laissé à la lumière dans le laboratoire du 18 au 30 septembre, il a changé de teinte, sans doute par production de chlorophylle sous le périderme.

a. *Respiration.* — Le sujet est placé, du 6 au 9 octobre, dans une atmosphère confinée, à l'obscurité. La température reste constante et égale à 17°. On reconnaît qu'il effectue les échanges suivants dans une période de vingt-quatre heures :

CO^2 dégagé................	$+10^{cc},50$
O absorbé.................	$-14\ ,33$

Ce qui correspond au rapport respiratoire $\frac{CO^2}{O}=0,73$.

D'autres mesures ont été faites et prouvent que ce rapport est bien constant, ainsi que l'intensité de la respiration.

b. *Assimilation chlorophyllienne.* — Le 9 octobre ce sujet est placé à la lumière, dans le laboratoire. Au bout de quatre heures dix minutes, une prise de gaz montre qu'il y a eu les échanges suivants :

CO^2..........	$+5^{cc},51$	$\frac{CO^2}{O}=0,99$
O...........	$-5\ ,58$	

Il y a relativement moins d'oxygène absorbé qu'à l'obscu-

rité, ce qui semble indiquer qu'il y a eu fonction chlorophyllienne. Mais les volumes absolus échangés surpassent de beaucoup les précédents, car en vingt-quatre heures ils seraient :

CO^2	+ 31cc,5
O	— 31 ,9

Cet effet est dû vraisemblablement à un brassage de l'atmosphère interne causé par dilatation thermique et transpiration extrême. Une nouvelle prise faite le lendemain, 10 octobre, montre en effet que durant vingt-cinq heures, dont treize de nuit, les volumes échangés ont été beaucoup moindres :

CO^2	+ 12cc,22
O	— 3 ,12

Ce qui fait en vingt-quatre heures :

CO^2	+ 11cc,73
O	— 3 ,00

La proportion du gaz carbonique rejeté est redevenue voisine de la normale, celle de l'oxygène absorbé reste très au-dessous, près de cinq fois moindre. Cet effet ne peut s'expliquer, dans l'hypothèse d'une respiration constante, qu'en admettant une fabrication d'oxygène à l'intérieur du sujet par assimilation chlorophyllienne.

Le sujet n° 67 possède donc, à la lumière, une assimilation chlorophyllienne sensible, mais inférieure à la respiration comme intensité d'échanges gazeux (1).

Porosité. — Pour étudier d'une manière précise la porosité de cette pomme de terre j'employai le dispositif représenté sur la figure 5. Le sommet organique du tubercule est inclus avec soin dans un petit entonnoir F, à l'aide de cire molle. Cet entonnoir est fixé par un bouchon de caoutchouc

(1) Cette pomme de terre pesée de nouveau le 10 octobre pesait 245 grammes, soit 18 grammes de *plus* que le 23 septembre. Je ne sais à quoi attribuer cette différence.

dans l'intérieur d'une cloche évasée C; le tube de l'entonnoir dépasse en-dessous et est relié à un tube en T permettant de faire des prises de gaz d'un côté B et, d'un autre côté D, des lectures de différences de pressions sur un manomètre M. Une deuxième cloche C′ vient s'appliquer exactement sur l'ouverture de la première à l'aide de surfaces

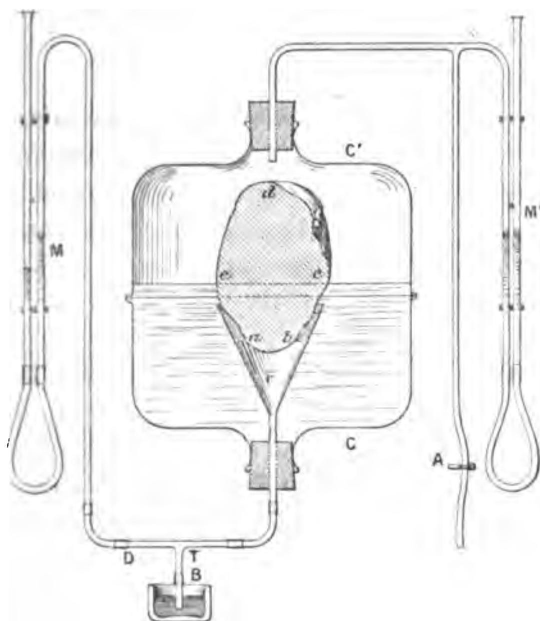


Fig. 5. — Pomme de terre n° 67. Dispositif expérimental permettant l'étude du mécanisme des échanges gazeux. Le tubercule est fixé dans un entonnoir et mastiqué par de la gélatine. La petite surface *ab* donne dans un récipient clos F; la grande surface *cde* donne dans un autre récipient C′. Les manomètres M et M′ indiquent à tout moment la pression des gaz dans chaque récipient. Les prises de gaz pour l'analyse se font en B ou en A. Les deux surfaces *ab* et *cde* sont entièrement isolées l'une de l'autre et les atmosphères contenues en F et en C′ ne peuvent communiquer qu'à travers l'épaisseur du tubercule vivant.

rodées à l'émeri. Cette cloche est reliée à un tube en T disposé, comme le précédent, avec un manomètre M′ et un tube à prises.

Pour assurer la fermeture d'une manière parfaite, on verse un peu d'eau dans l'appareil jusqu'à couvrir tous les joints susceptibles de laisser passer l'air (*ee*′).

De cette manière, *le tubercule intact a deux surfaces libres complètement isolées l'une de l'autre dans deux récipients distincts :*

L'une des surfaces *cde* donne dans le récipient E.

L'autre surface *ab* donne dans le récipient F.

On peut facilement aspirer ou comprimer l'air dans le récipient E, à l'aide du tube A, fermé normalement au moyen d'une pince de Mohr.

Expériences faites le 13 *octobre :*

1° Une aspiration est faite en A, et le manomètre indique la dépression produite ainsi dans l'espace E. On voit *aussitôt* l'autre manomètre indiquer une dépression dans l'espace F. Il y a donc une communication certaine à travers les pores du sujet. Cette communication est facile.

2° La même chose se produit en sens inverse pour une compression.

3° En marquant les niveaux successifs dans le manomètre du récipient F, au commencement et à la fin d'une minute, et ramenant ensuite la pression en F à 0, on trouve que pour une différence de pressions en E de —300^{mm} d'eau le niveau monte en F de 12^{mm} en une minute. Ce qui correspond à 0^{cc},22 d'air en une minute (car 10^{cm} du tube ont un volume de 1^{cc},7).

A l'heure, il passerait donc, au travers de la pomme de terre, 13^{cc},2, pour cette différence de pression de 300^{cm} d'eau.

Un second essai, fait avec une dépression de — 150^{mm}, maintenue à peu près permanente, permit le passage de 0^{cc},6 d'air en cinq minutes, soit 7^{cc},2 à l'heure. Ce volume est un peu supérieur à la moitié du précédent. On peut donc admettre approximativement que pour une dépression moitié moindre il passe moitié moins d'air par filtration. C'est-à-dire que *les volumes passés sont proportionnels aux différences de pressions*. D'autres recherches confirment l'exactitude de cette loi. Si nous l'admettons, les volumes passés en une heure pour une différence de pression égale à 1^{cm} d'eau seraient 0^{cc},44, ou 0^{cc},48 ; soit environ 0^{cc},46. On peut pren-

dre ceci comme mesurant la *porosité* de ce sujet. Cette porosité est notable.

4° Quand on laisse le récipient supérieur E en libre communication avec l'extérieur on voit qu'une *dépression permanente* s'établit dans le récipient inférieur F. Ainsi, les niveaux étant égaux au début, elle atteint d'elle-même en dix minutes une valeur égale à — 5^{mm} d'eau, et reste stationnaire. Si l'on rend le niveau supérieur ou inférieur à — 5^{mm} par un procédé quelconque, il y revient peu à peu. Il y a là un état particulier d'équilibre en relation avec les échanges vitaux du sujet. Une heure après cependant ce niveau particulier était seulement de — 3^{mm}.

A cette dépression permanente doit correspondre nécessairement *une rentrée permanente de l'air extérieur.*

2° *Atmosphère interne et mécanisme probable des échanges.*

Changements produits dans l'atmosphère confinée. — L'appareil est laissé tel quel à l'obscurité, dans la chambre à température constante (17°). L'air pur arrive librement à la face supérieure du sujet. Au contact de la face inférieure du tubercule l'air est au contraire confiné et se met peu à peu en équilibre avec l'atmosphère contenue dans ce dernier. En analysant l'air ainsi confiné, après un temps suffisant pour que l'équilibre soit établi, nous aurons donc la composition de l'atmosphère interne.

Le lendemain, 14 octobre, à 4 heures du soir, une prise de gaz est faite et présente la composition suivante :

CO^2	6,40	
O	9,29	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,56.$
Az	84,30	

Le manomètre marquait alors une dépression que je n'ai pas notée.

Aussitôt après cette analyse l'eau contenue dans le récipient E est rejetée et la surface primitivement mouillée re-

devient à peu près sèche au bout d'une heure. La dépression manométrique disparaît complètement. Ce changement me fit croire d'abord que le ciment s'était percé d'une ouverture, et je gélatinai à nouveau toutes les jointures. Mais le niveau, à 7 heures du soir, tendait plutôt à devenir positif, marquant $+0^{mm},5$ et bientôt *la différence de pressions devint très manifestement positive*. Le 18 octobre, elle était $+1^{mm},5$ et augmentait peu à peu, la température restant du reste invariable (16° à 17°).

Quoique cette différence positive fût faible, il n'était pas permis de négliger de noter ce changement de la pression interne, car il paraît produit par la dessiccation qui a suivi le rejet de l'eau. En même temps que la pression changeait pour l'air confiné dans l'entonnoir, la composition gazeuse s'y modifiait également. Le tableau suivant montre les changements survenus dans la composition de cette atmosphère confinée, depuis le 14 octobre jusqu'au 28 octobre :

	14 oct.	20 oct.	23 oct.	27 oct.	28 oct.
Diff. pressions.	-3^{mm}	$+1^{mm},5$	$+2^{mm},5$	$+2^{mm}$	$+2^{mm}$
CO^2..........	6,40	4,29	8,80	9.10	9,02
O............	9,29	13,89	11,60	11,08	11,22
Az...........	84,30	82,41	79,60	79,82	79,76
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,56	0,62	0,96	0,94	0,94

On voit qu'au 27 octobre la composition est devenue bien constante, et l'on peut admettre qu'à partir de cette date la composition de l'atmosphère confinée dans l'entonnoir représente très exactement la composition de l'atmosphère interne du sujet. La mise en équilibre s'est manifestée par les changements suivants :

1° La pression totale, négative dans l'air humide, est devenue positive dans l'air sec. De — 3 elle est passée à + 2.

2° La proportion de gaz carbonique a d'abord baissé, puis a augmenté peu à peu et a notablement dépassé la proportion du début. De 6,40 p. 100 elle est passée à 9,02 p. 100.

3° La proportion d'oxygène a suivi des variations sensiblement inverses. De 9,29 dans l'air humide elle est passée à 11,22 dans l'air sec. La dessiccation semble donc favoriser les échanges pour l'oxygène et nuire à ceux du gaz carbonique.

4° La proportion de l'azote a diminué beaucoup par la disparition de l'eau. Elle était de 84,30 p. 100 dans l'atmosphère confinée quand le sujet était dans l'air humide ; elle n'est plus que de 79,76 depuis qu'il est dans l'air sec.

5° Le rapport des différences de pressions propres entre les gaz externes et internes :

$$R = \frac{\text{différence de pressions pour le gaz carbonique}}{\text{différence de pressions pour l'oxygène}} = \delta p \frac{CO^2}{O}$$

était beaucoup plus petit que l'unité dans l'air humide (0,56). Il est devenu presque égal à l'unité dans l'air sec et y reste constant (0,94).

Ces résultats correspondant à ceux obtenus dans d'autres expériences, sur d'autres sujets, il s'agit maintenant de les interpréter.

Interprétation. — 1° Dans l'air humide la pression totale est moindre que la pression extérieure. Ceci montre que la somme des volumes gazeux entrés est toujours plus petite que la somme des volumes gazeux sortis du tubercule. L'inverse a lieu quand le tubercule est placé dans l'air sec, les entrées surpassent les sorties.

Or nous savons que le rapport respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est constant et égal pour ce sujet à 0,76. Les *volumes* de gaz carbonique rejeté et d'oxygène absorbé sont dans un rapport invariable. La surface du tubercule laisse sortir en vingt-quatre heures $10^{cc},50$ de gaz carbonique et laisse rentrer $14^{cc},33$ d'oxygène. Si ces deux gaz avaient la même *vitesse* d'échanges, *il suffirait pour produire ces échanges que les différences de pressions propres qui les déterminent fussent exactement dans le même rapport* 0,76. Mais le rapport des différences des pressions

propres, $\delta p \frac{CO^2}{O}$ est tantôt plus petit, tantôt plus grand que 0,76. Ceci indique alors que les gaz servant aux échanges respiratoires n'ont pas la même vitesse pendant ces échanges. *Quand* $\delta p \frac{OC^2}{O} < 0,76$, *la vitesse d'échanges est plus grande pour le gaz carbonique que pour l'oxygène; quand* $\delta p \frac{CO^2}{O} > 0,76$, *elle est plus grande pour l'oxygène que pour le gaz carbonique.*

Ainsi, quand le sujet était plongé *dans l'air humide*, alors que le rapport $\delta p \frac{OC^2}{O}$ était égal à 0,56, c'est-à-dire notablement plus petit que 0,76, le gaz carbonique sortait plus vite que l'oxygène ne rentrait. Dans l'air sec c'était l'inverse.

Une même action, l'humidité ou la dessiccation, semble donc agir en sens inverse sur les échanges des deux gaz. On s'en rend très bien compte en admettant que les échanges se produisent par des voies différentes. *Le gaz carbonique sortirait surtout à travers la membrane, tandis que l'oxygène rentrerait surtout à travers les ouvertures.* L'eau en effet en mouillant une membrane l'imbibe et augmente sa perméabilité (1); mais elle diminue sa porosité en fermant plus ou moins les ouvertures (2).

Nous donnerons plus tard une démonstration plus complète de ce mécanisme des échanges.

2° Il nous reste à considérer la variation des proportions d'azote contenu dans l'atmosphère confinée au contact du tubercule.

Dans l'air humide il y avait 84,30 p. 100 d'azote. Dans l'air sec il n'y en a plus à la fin que 79,76 p. 100. Pourquoi cette variation, et pourquoi cette différence de pressions propres entre l'azote interne et l'azote externe? Ce gaz étant inerte, il semble étrange qu'il paraisse subir des échanges.

(1) Voy. Wiesner et Molisch, *loc. cit.*
(2) *Ibid.*

Nous avons vu que dans l'air humide la pression totale est moindre dans l'atmosphère confinée que dans l'air libre, et nous en avons conclu à la probabilité d'une rentrée permanente de l'air extérieur, par simple filtration à travers toute l'épaisseur du tubercule, parce que ce dernier est notablement poreux. Cette rentrée est prouvée en effet ici, car elle apporte sans cesse de l'azote. Si la proportion d'azote augmente dans l'atmosphère interne c'est que ce gaz a été passivement aspiré à travers les ouvertures sous forme de courant gazeux massif d'air pur.

Quand la surface du tubercule est devenue sèche, nous avons vu la proportion de l'azote diminuer au contraire de plus en plus. C'est qu'à ce moment il était apparu une compression interne d'environ 2 millimètres d'eau. Le tubercule, étant poreux, était sans cesse traversé par un courant gazeux sortant qui emportait passivement l'azote au dehors.

Ainsi, dans tous les cas, *l'azote subirait un entraînement passif et c'est pour cela qu'il se trouve dans l'atmosphère interne des plantes en une proportion différente de celle qui existe dans l'air libre* (voy. p. 321). S'il n'y avait pas d'ouvertures dans l'enveloppe péridermique, la pression propre de l'azote serait exactement la même que dans l'air libre.

Remarque. — D'après ce que nous venons de dire on aurait le droit d'être surpris de voir que dans l'air libre, sous l'influence d'une pression positive, la proportion d'azote dans l'atmosphère interne était encore de 79,76 tandis qu'elle aurait dû descendre au-dessous de 79,20. Je donnerai plus tard l'explication de cette apparente anomalie (p. 342).

L'ensemble de ces faits s'enchaîne et se contrôle au moins pour ce sujet, ce qui nous permet de penser que l'explication donnée est exacte. Mais il m'a paru nécessaire de contrôler celle-ci par d'autres expériences afin de donner une démonstration complète. Aussi, pour ne pas interrompre celle-ci, je laisserai pour le moment les autres expériences faites sur le sujet n° 67.

3° *Vérification par des expériences comparatives faites sur deux sujets (n° 67 et 85) : Effets de l'humectation et de la dessiccation de la surface. Explication théorique de ces résultats, et conclusions* :

N° 85. *Pomme de terre « saucisse », récolte* 1890. — Sujet intact, mastiqué dans un entonnoir avec de la cire molle. Un essai de porosité fait en employant des différences de pressions de 330 millimètres d'eau en moyenne montre que pour un centimètre d'eau il y passerait en une heure $0^{cc},26$ par filtration. Telle est la *porosité* de ce sujet. Comparée à celle du n° 67, elle paraît vingt fois plus faible. Mais il faudrait tenir compte de la différence d'étendue des surfaces filtrantes (voy. p. 348).

L'atmosphère de l'entonnoir est confinée le 15 octobre, et l'appareil reste dans la chambre noire à température constante (16 à 17°). Une compression permanente apparaît bientôt, marquée par le manomètre à eau. Le 18 octobre elle est +2. Le lendemain elle est égale à +2,5 et monte à +4,5 le 23 octobre. A ce moment une prise de gaz étant faite donne la composition suivante (11 heures matin) :

CO^2	8,13	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,91.$
O	11,90	
Az	79,97	

Cette composition est très analogue à celle de l'atmosphère interne du sujet n° 67 le même jour (voy. p. 328). Cette ressemblance se maintient, car le 27 octobre voici la composition comparée de l'atmosphère interne pour ces deux sujets :

Sujet n° 85. — Prise à 4 h. 45 m. $\delta p = +5$		N° 67. — Prise à 4 h. 25 m. $\delta p = +2$	
CO^2	9,44	CO^2	9,10
O	11,44	O	11,08
Az	79,12	Az	79,82
$\delta p \frac{CO^2}{O}$	1,01	$\delta p \frac{CO^2}{O}$	0,94

Seulement la compression étant un peu plus forte pour le

n° 85. chasse plus d'azote et amène la proportion de ce gaz à être un peu inférieure à celle qui existe dans l'air.

Cette ressemblance m'a paru favorable pour faire des expériences comparatives, concernant l'action de l'humidité appliquée extérieurement. Le n° 67 sert de témoin, tandis que les expériences sont faites sur l'autre sujet.

a. *Expériences sur l'humectation.* — Aussitôt après les analyses précédentes (27 octobre), je mesure les pressions. Le n° 67 marque + 2 millimètres, et garde indéfiniment cette compression. Le n° 85 marque encore + 5 millimètres à 5h.15 minutes. A ce moment-là je mouille la surface avec une éponge humide. Aussitôt le niveau baisse dans le manomètre et indique bientôt une pression négative. Voici les lectures faites de 5h,15 à 6h,42 minutes :

5 h. 15 m.	+ 5mm
5 h. 17 m.	0mm
5 h. 18 m.	— 1mm
5 h. 22 m.	— 5mm
5 h. 26 m.	— 7mm
5 h. 32 m.	— 11mm,5
5 h. 48 m.	— 18mm
6 h. 4 m.	— 21mm
6 h. 42 m.	— 22mm,5

L'instantanéité avec laquelle agit l'application externe de l'humidité est des plus frappantes. On peut en conclure que c'est probablement surtout à la surface qu'existe la barrière principale aux échanges physiologiques. Nous verrons qu'il en est bien ainsi en effet (p. 348).

La surface de la pomme de terre est maintenue humide au moyen d'un papier Joseph et de l'éponge mouillée, le tout étant recouvert d'une cloche ouverte en haut. Le lendemain 28 octobre la dépression subsiste encore, à 10 heures du matin elle est de — 21 millimètres, tandis que le n° 67 marque toujours + 2 millimètres. Une prise de gaz est alors faite dans l'atmosphère confinée de chaque sujet. En voici la composition :

Sujet n° 85. — Prise à 10 h. 35 m.
$\delta p = -21$

CO^2	10,36
O	1,51
Az	88,13

$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,54$

Sujet n° 67. — Prise à 11 h. 35.
$\delta p = +2$

CO^2	9,02
O	11,22
Az	79,76

$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,94$

L'oxygène a diminué d'une manière considérable pour le sujet à surface mouillée et c'est à cela qu'il faut attribuer la cause directe de la dépression observée.

Aussitôt après l'expérience précédente l'humidité ménagée à la surface de cette pomme de terre est supprimée et l'on voit alors la dépression diminuer, devenir nulle et se changer en une compression qui était de $+5^{mm},5$ à 5 heures du soir (28 octobre).

Le surlendemain, 30 octobre, le manomètre marquait +4 et l'atmosphère interne était redevenue presque normale :

CO^2	9,44	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 1,05.$
O	11,85	
Az	78,71	

La dessiccation a donc ramené la proportion normale d'oxygène, et le rapport normal des différences de pressions $\left(\delta p \frac{CO^2}{O}\right)$.

Comparabilité des expériences. — Pour se rendre compte des effets de l'humectation il est nécessaire d'établir la comparabilité des expériences auxquelles ont été soumis les deux sujets, n° 67 et n° 85. L'eau n'a pas été appliquée de la même manière sur chacun d'eux. Pour le n° 67 (voy. p. 325) la surface servant aux échanges était plongée dans un peu d'eau par le bas, tandis que tout le haut, c'est-à-dire la plus grande partie de la surface libre, plongeait seulement dans l'air humide. Pour le n° 85 la surface totale était mouillée au moyen d'un papier Joseph imbibé d'eau. Cette différence a dû se traduire de la manière suivante :

Chez le n° 67 quelques pores ont été entièrement fermés, les autres sont restés ouverts ; l'humidité a rendu les

membranes notablement perméables sur toute la surface.

Chez le n° 85 beaucoup de pores ont été fermés par l'eau, un petit nombre sont restés ouverts; l'humidité a rendu les membranes perméables sur toute la surface (1).

S'il en est ainsi nous pourrons résumer les différences et les ressemblances en disant :

L'humidité a un peu diminué la porosité générale du n° 67, elle a fortement diminué la porosité générale du n° 85. Pour les deux elle a augmenté la perméabilité des membranes.

Voyons maintenant les conséquences.

b. *Effets de l'humectation.* — Nous ne savons pas quelle était pour le n° 67 la composition de l'atmosphère interne, ni sa pression, avant le 13 octobre, quand il était dans l'air libre. Nous ne pouvons donc pas apprécier les effets dus à l'humectation. Mais nous verrons ceux dus à la dessiccation.

Pour le n° 85, nous avons les données nécessaires. Voici les effets produits par l'humectation :

1. La pression interne passe en moins d'une heure de.................	+ 5mm à — 21mm
2. La proportion d'oxygène passe du jour au lendemain de................	11,44 à 1,51 p. 100.
3. La proportion de gaz carbonique passe de............................	9,44 à 10,36 —
4. La proportion d'azote passe de......	79,12 à 88,13 —
5. Le rapport $\delta p \frac{CO}{O}$ passe de.........	1,01 à 0,54 —

L'effet dominant est ici la diminution de l'oxygène : cette diminution est d'environ 10 p. 100. Elle correspond à la diminution notable de la porosité, indiquée plus haut. Il faudrait donc admettre que l'oxygène rentre surtout par les pores.

Cette diminution d'oxygène a déterminé la dépression interne, et celle-ci a déterminé une aspiration d'air d'où est résultée l'accumulation d'azote.

Trois des effets produits par l'humectation sont ainsi expliqués.

(1) Voy. Wiesner et Molisch, *loc. cit.*, p. 713.

Un effet moins considérable de l'humectation est l'augmentation d'environ 1 p. 100 apparue dans la proportion de gaz carbonique. Il faut l'attribuer aussi à la diminution de la porosité. Si la variation a été beaucoup plus faible que pour l'oxygène, c'est que l'humectation a augmenté la perméabilité des membranes, ce qui a permis la sortie du gaz par une autre voie que par les pores. Les résultats s'expliquent donc si l'on admet que le gaz carbonique sort à la fois par dialyse et par effusion.

La somme des variations observées est exprimée par le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ qui a fortement diminué.

Tous les résultats trouvés sont donc conformes à la théorie.

c. *Effets de la dessiccation.* — Nous pouvons exposer ici, pour les deux sujets, les conséquences de la dessiccation, car nous avons pour l'un et l'autre des résultats expérimentaux. Pour abréger nous comparerons dans un même tableau les résultats obtenus sur les deux sujets, en rappelant seulement que la différence essentielle entre eux est que, pour le n° 85, la porosité avait été beaucoup plus diminuée par l'humidité que pour le n° 67. Pour qu'une semblable comparaison soit utile, il faut considérer uniquement les états définitifs, en négligeant les termes de passage (1); c'est ce que donne le tableau suivant :

	N° 67.			N° 85.	
	Humidité. 14 oct. $\delta p = -3^{mm}$.	Secheresse. 28 oct. $\delta p = +2^{mm}$.		Humidité. 28 oct. $\delta p = -21^{mm}$.	Sécheresse. 30 oct. $\delta p = +4^{mm}$.
CO^2.........	6,40	9,02	CO^2.........	10,36	9,44
O	9,29	11,22	O	1,51	11,85
Az..........	84,30	79,76	Az..........	88,13	78,71
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,56	0,94	$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,54	1,05

(1) L'état définitif a été atteint beaucoup plus lentement pour le sujet n° 67 que pour le n° 85. Je crois qu'il faut attribuer cette différence à ce que l'atmosphère externe est restée humide pendant longtemps autour du premier sujet, ce qui n'a pas eu lieu pour le second. J'ai malheureusement négligé de noter le fait d'une manière précise.

Il résulte de cette comparaison que la composition définitivement atteinte par l'atmosphère interne est très ressemblante chez les deux sujets. En outre, les changements ont été de même sens partout, sauf pour la proportion centésimale de gaz carbonique. Chez le sujet n° 67, cette proportion a augmenté de 2,6 p. 100. Chez le sujet n° 85, elle a diminué au contraire de 0,9 p. 100.

Il s'agit d'expliquer cette différence :

Nous savons que pour le n° 67 la dessiccation n'a pu diminuer sensiblement que la perméabilité seule, car la porosité avait été peu atteinte. L'augmentation de 2,6 p. 100 dans la proportion du gaz carbonique représente donc l'effet de la diminution de la perméabilité pour ce sujet, et devait nécessairement se produire.

Nous savons d'autre part que pour le n° 85 la dessiccation a eu deux effets : elle a non seulement diminué la perméabilité, mais encore elle a augmenté la porosité. Ces deux actions ont agi de sens contraire pour les échanges du gaz carbonique : l'affaiblissement de la perméabilité les a diminués tandis que l'accroissement de la porosité les augmentait. La somme a été une augmentation des échanges, car la proportion du gaz a diminué de 0,9 p. 100 (1).

Mais on peut apprécier la valeur de chaque action, en remarquant que la composition définitivement atteinte est semblable pour les deux sujets, à peu de chose près. Si l'on admet alors que la perméabilité a diminué pour le n° 85 comme pour le n° 67, de manière à provoquer une accumulation de 2,6 p. 100 de gaz carbonique, il faut admettre que la porosité en augmentant s'est chargée de rejeter ces 2,6 p. 100 de gaz carbonique. De sorte que l'augmentation de la porosité par dessiccation aurait permis au gaz carbonique de sortir avec une différence de pressions abaissée d'environ $2,6+0,9=3,5$ p. 100.

(1) Pour éviter des longueurs dans ces descriptions un peu difficiles, j'emploie des abréviations de langage qui ne sont pas absolument exactes, mais que le lecteur attentif corrigera de lui-même.

Pour l'oxygène, l'augmentation de la porosité a produit une augmentation de 2 p. 100 environ chez le n° 67 et de 10,3 p. 100 environ pour le n° 85. Ces chiffres sont bien d'accord avec ce que nous avions supposé (p. 335).

L'ensemble de ces résultats concorde donc entièrement avec les prévisions théoriques. Ils nous permettent de dire que *le gaz carbonique ne sort pas seulement par dialyse à travers la membrane, mais il sort aussi par effusion a travers les lenticelles.*

L'examen des changements amenés par la dessiccation dans la composition de l'atmosphère interne de la pomme de terre n° 67, du 20 au 23 octobre, montre que la proportion du gaz carbonique a augmenté d'environ 4 p. 100, tandis que celle de l'oxygène a diminué de 2 p. 100. Cette distinction d'effets selon la nature du gaz prouve que c'est bien la perméabilité seule qui a diminué et non la porosité, car on sait que le gaz carbonique se dialyse beaucoup plus vite que l'oxygène. Par conséquent, on peut en conclure que *l'oxygène ne rentre pas seulement par effusion à travers les lenticelles, mais aussi par dialyse à travers la membrane.*

Ces deux conclusions peuvent se réunir en une seule qui est la suivante :

L'oxygène et le gaz carbonique s'échangent à la fois par effusion à travers les lenticelles et par dialyse à travers la membrane.

Cette conclusion semblera toute naturelle, mais je ne crois pas qu'on en ait donné la démonstration expérimentale sur des sujets vivants et intacts. Du reste, chaque espèce de gaz ne s'échange pas avec la même rapidité par l'une ou l'autre voie qui lui est offerte. L'oxygène circule un peu plus vite que le gaz carbonique à travers les ouvertures, le gaz carbonique circule beaucoup plus vite que l'oxygène à travers la membrane. Il y a ainsi *une véritable circulation.* A l'état libre, l'oxygène entre principalement par les ouvertures des lenticelles; à l'état combiné, c'est-à-dire sous forme de gaz carbonique, il sort principalement par dialyse à travers la membrane.

Remarque. — Dans une étude faite sur le rôle des stomates, M. Mangin (1) a cherché à déterminer l'importance comparée de la perméabilité et de la porosité des surfaces vivantes pour les échanges physiologiques des plantes. Les résultats que nous avons obtenus démontrent clairement que cette question est plus complexe que ne semblait le penser l'auteur. Une grande porosité favorisera un peu plus les échanges gazeux de l'oxygène que ceux du gaz carbonique. Une grande perméabilité favorisera beaucoup plus les échanges du gaz carbonique que ceux de l'oxygène. De sorte que, en réalité, *les conditions les plus favorables aux échanges seront données par une porosité et une perméabilité notables réunies sur le même organe.*

C'est ce qui a lieu le plus souvent.

Pour la pomme de terre, il semble que cette association d'effets de la perméabilité avec la porosité soit telle qu'elle compense à peu près les différences de vitesses de diffusion spéciales aux divers gaz ; chez certains sujets c'est la porosité qui l'emporte, et alors on y trouve une compression interne, chez d'autres c'est la perméabilité ; mais la somme des effets rend les vitesses de diffusion à peu près égales pour tous les gaz. J'ai fait à ce sujet une expérience qui est assez concluante (voy. p. 348).

Effets de la dessiccation spontanée. — Nous pouvons comprendre maintenant la cause d'une modification lente qui s'est manifestée dans toutes les mesures de l'atmosphère interne de la pomme de terre. Chez tous les sujets abandonnés longtemps à l'air le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ tend à grandir, comme le montrent les exemples suivants :

Pomme de terre D.....	14 février.....	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,91$
	24 octobre....	2,01
Pomme de terre E.....	18 mars......	0,80
	10 juin.......	1,03

(1) Mangin, *Recherches sur la pénétration des gaz dans les plantes* (*Annales de la Science agronomique française et étrangère*, I, 1888).

Pomme de terre F..... { 27 février..... $\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,86$; 4 mars...... 1,01 }

Ce fait tient simplement à ce que la perméabilité diminuait toujours plus par suite de la lente dessiccation des tubercules à l'air, de sorte que les échanges gazeux tendaient de plus en plus à se faire uniquement à travers les pores.

J'ai trouvé ce fait sur tous les autres sujets sur lesquels j'ai expérimenté, de sorte qu'on peut donner la conclusion suivante :

Quand le tubercule de pomme de terre séjourne pendant longtemps dans l'air libre, de manière à se dessécher lentement les échanges gazeux tendent de plus en plus à se produire uniquement à travers les lenticelles.

d. *Conclusions.* — Il paraît résulter de ces expériences que pour le tubercule de pomme de terre :

1° L'oxygène et le gaz carbonique s'échangent à la fois par effusion à travers les ouvertures des lenticelles et par dialyse à travers la membrane.

2° Quand le tubercule est placé dans l'air humide, la perméabilité augmente ; elle diminue quand il est placé dans l'air sec. Ces variations se manifestent en rendant l'atmosphère interne plus pauvre ou plus riche en gaz carbonique. Elles agissent moins sur la proportion d'oxygène, ce qui concorde bien avec la moindre solubilité de ce gaz.

3° Quand le tubercule est mouillé plus ou moins complètement sa perméabilité augmente, mais sa porosité diminue. Il en résulte au total une entrave aux échanges. Toutefois, l'augmentation de l'acide carbonique dans l'atmosphère interne est beaucoup moindre que la diminution de l'oxygène, ce qui concorde encore avec ce qu'on pouvait prévoir.

4° On peut conclure de ces faits que l'oxygène rentre surtout par les ouvertures et que le gaz carbonique sort surtout à travers les membranes. Il existerait ainsi une véritable circulation de ces gaz mais partielle seulement.

Nous pouvons maintenant énumérer les facteurs directs et indirects des échanges gazeux.

5° Ensemble des facteurs des échanges gazeux; perméabilité et porosité (humidité de la membrane); pressions gazeuses (vapeur d'eau); courants de diffusion et de masse (azote); échanges vitaux (température, lumière).

L'ensemble des résultats de nos expériences s'explique très bien en admettant que les gaz circulent à la fois par *dialyse* et par *effusion* : à côté du facteur *porosité*, nous avons été conduits à admettre nécessairement le facteur *perméabilité*, car l'eau en mouillant la surface d'un tubercule agit d'une manière différente sur ces deux facteurs. Mais il est d'autres facteurs qui agissent aussi plus ou moins directement sur les échanges : tel est, par exemple, le courant gazeux qui sort ou qui rentre mécaniquement par les pores.

a. *Courant gazeux traversant les pores.* — Bien que laissé de côté jusqu'à présent ce courant mérite cependant que nous nous y arrêtions, car il constitue, plus ou moins nettement, une troisième espèce d'échanges à ajouter à la *dialyse* et à l'*effusion*.

L'existence du courant gazeux en lui-même me paraît nécessitée par la grande porosité de la pomme de terre et par l'existence d'une différence constante de pressions entre les gaz internes et les gaz externes; du reste, les expériences faites sur le tubercule n° 67 paraissent prouver son existence d'une manière certaine (Voy. p. 327). Mais il existe une preuve d'un ordre différent qui lève tous les doutes: c'est l'existence dans l'atmosphère interne d'une proportion d'azote supérieure ou inférieure, selon le sens du courant, à la proportion normale de l'air libre. Or, cette proportion est toujours sépérieure à celle de l'air libre quand il y a une dépression à l'intérieur du tubercule; c'est que l'air est constamment aspiré, se dépouille de son oxygène, et laisse l'azote. Quand, au contraire, il y a une compression dépassant 4^{mm} d'eau on trouve en général moins d'azote dans l'atmosphère interne que dans l'air libre.

C'est que le balayage s'est produit en sens contraire. Aucune autre interprétation ne me paraît pouvoir expliquer les résultats (1).

Mais on peut faire à celle-ci une objection sérieuse, basée sur les résultats empruntés à mes propres observations :

L'atmosphère interne peut posséder une pression un peu supérieure à la pression atmosphérique, ce qui détermine certainement un courant sortant, et cependant, la proportion d'azote peut y être plus forte que dans l'air libre, et non pas moins forte. C'est ce qui a eu lieu pour le n° 67 vers la fin d'octobre : le manomètre marquait d'une manière constante $+2^{mm}$, et il y avait 79,8 d'azote dans l'atmosphère interne. Cette apparente anomalie s'explique très bien si l'on fait entrer en ligne de compte un facteur que nous avons négligé jusqu'à maintenant, la *pression de la vapeur d'eau.*

b. *Pression de la vapeur d'eau.* — Dans l'intérieur de la pomme de terre, l'air renferme en général plus de vapeur que l'air libre. La tension de cette vapeur vient donc s'ajouter à celle des gaz internes, et augmente la pression totale. Il en résulte qu'on peut observer dans une atmosphère interne une proportion d'azote supérieure à celle qui existe dans l'air libre, tandis que *la pression propre de ce gaz est réellement moindre que dans l'air libre.* Si donc, sous l'influence d'une compression interne très petite, il se produit une sortie constante d'azote par les pores, il se fera en même temps par diffusion générale une entrée constante du même gaz qui l'équilibrera exactement. C'est là ce qui a paru se produire dans les expériences faites sur le n° 67 (Voy. p. 331).

J'ai pu du reste vérifier que la vapeur d'eau seule peut, à la température ordinaire, provoquer des filtrations gazeuses considérables. Il suffit de séparer deux récipients par une plaque poreuse, de placer dans l'un de l'air humide, dans l'autre de l'air sec pour voir une différence de pression s'éta-

(1) Du reste, le même entraînement passif de l'azote se produit dans un appareil artificiel disposé de manière à représenter un tubercule au point de vue des mélanges gazeux (Voy. page suivante).

blir entre ces deux atmosphères et rester permanente malgré la porosité de la plaque. On a même pu baser sur la différence de niveaux manométriques ainsi provoquée une méthode permettant de mesurer l'état hydrotimétrique de l'air (1).

c. *Trois modes d'échanges.* — L'existence d'une différence permanente entre la pression externe et la pression interne paraissant produire d'une manière certaine un courant gazeux à travers les pores du sujet, il en résulte une troisième sorte d'échanges; quand le courant est sortant il favorise la sortie du gaz carbonique et entrave la rentrée de l'oxygène; l'inverse a lieu quand il est rentrant. Il y aurait donc au total trois modes d'échanges distincts pour la pomme de terre :

1° Echanges gazeux par diffusion des gaz libres à travers les pores de l'enveloppe (effusion).

2° Echanges par diffusion à travers la membrane à l'état de gaz dissous (dialyse).

3° Échanges par courant gazeux massif à travers les pores de l'enveloppe.

Le mécanisme des échanges gazeux du tubercule de la pomme de terre est ainsi fixé dans ses facteurs essentiels.

Appareil artificiel représentant les échanges gazeux d'un tubercule. — J'ai pu construire un appareil qui représente assez exactement un tubercule au point de vue qui nous occupe, car les échanges gazeux, nécessités par une respiration artificielle qu'on y ménage, s'y produisent comme sur une pomme de terre. Les expériences sur l'influence de l'humectation et de la dessiccation de la membrane ont donné des résultats semblables, plus accentués. Cet appareil est bien le schéma d'un tubercule au point de vue des échanges gazeux, et les résultats obtenus sur lui prouvent l'exactitude de nos déductions.

(1) F. Chidlowski, Méthode pour déterminer l'humidité de l'air et la quantité d'acide carbonique qu'il contient à l'aide de la diffusion à travers une cloison poreuse (*Journal de la Société physico-chimique russe*, t. XVIII, 1886, p. 182-205).

Ayant suffisamment décrit cet appareil dans une première publication (1), je n'y reviendrai pas.

d. *Circulation passive de l'azote.* — Dans cet appareil, de même que dans les plantes vivantes, l'azote acquiert dans l'atmosphère interne une pression tantôt plus forte, tantôt moins forte que dans l'air libre. Or cette pression propre de l'azote reste constante, bien que le courant gazeux entrant ou sortant continue indéfiniment à entraîner ce gaz vers l'intérieur ou vers l'extérieur. Il faut donc qu'un courant gazeux de sens contraire s'établisse quelque part. Ce courant existe. C'est un courant de diffusion qui se produit nécessairement à travers la membrane sous l'influence de la différence constante de pressions qui règne entre l'azote interne et l'azote externe. Ainsi s'établit une circulation constante de l'azote, ce gaz entre ou sort par les lenticelles, entraîné passivement par un courant gazeux, et sort ou rentre à travers la membrane par dialyse.

e. *Facteurs internes des échanges (échanges vitaux). Action des variations de température sur la composition de l'atmosphère interne.* — Le 24 novembre à 6 heures du soir, l'atmosphère interne de la pomme de terre n° 67 avait à peu près la composition suivante (2) :

CO^2	7,4	$\delta p = +2$
O	12,0	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,83$
Az	80,6	Air humide. Surface sèche.

Jusqu'alors ce sujet avait été maintenu dans la chambre obscure à une température constante d'environ 17°. Le 24 novembre, après l'analyse précédente, ce sujet est placé dans le laboratoire et recouvert d'un papier noir. Il est ainsi gardé à l'obscurité, mais soumis aux variations de tempéra-

(1) Devaux, *Les échanges gazeux d'un tubercule représentés schématiquement par un appareil physique.* Bull. Soc. bot., t. XXXVII, 28 nov. 1890, et Bull. de la Soc. philom., 24 nov. 1890.

(2) Cette composition n'est qu'approximative, avec une erreur maxima de 1 p. 100, par suite de difficultés particulières apparues pendant ce moment-là pour l'analyse.

ture du laboratoire qui sont assez fortes. (Pendant la nuit la température s'y abaisse notablement, car le poêle n'est allumé que pendant le jour, et au dehors il règne une gelée continue depuis le 24 novembre.)

Le 28 novembre une prise de gaz est faite à 2 heures. La température est alors dans le laboratoire seulement de 10°. Voici la composition trouvée pour l'atmosphère interne de la pomme de terre n° 67.

CO^2	3,78	$\delta p = 0$
O	17,73	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 1,22$
Az	78,49	

On voit que l'atmosphère interne est devenue beaucoup plus pure. Cet effet tient sans doute en partie au brassage produit par les variations de température; mais la cause principale est certainement l'affaiblissement de la respiration causé par l'abaissement de la température moyenne du sujet. On pouvait prévoir ce résultat.

Un abaissement permanent de température amène donc une purification relative de l'atmosphère interne.

Action de la lumière. — J'ai montré au début de l'étude faite sur le sujet n° 67 qu'une assimilation chlorophyllienne certaine s'y produit à la lumière, mais que cette fonction est plus faible comme intensité que la respiration. Quelle sera l'influence de la lumière sur la composition de l'atmosphère interne de ce sujet?

Pour le savoir j'enlève à 2h10 minutes, c'est-à-dire aussitôt après l'analyse précédente, le papier noir ménageant l'obscurité au sujet. Désormais celui-ci sera soumis aux variations de lumière produites par le jour et la nuit. Voici les analyses de l'atmosphère interne faites en gardant ces nouvelles conditions :

	28 nov., 4 h. soir. Temp. = 10°. $\delta p = 0$.	1er déc., 4 h. Temp. = 8°. $\delta p = 0$.	3 déc. 3 h. 15 m. » $\delta p = 0$.
CO^2	4,09	2,78	3,17
O	17,67	17,76	17,07
Az	78,24	79,46	79,76
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	1,29	0,93	0,86

On voit que le gaz carbonique a diminué, quoique faiblement, tandis que l'oxygène a peu varié. Il semblerait donc que l'*effet principal de la lumière se traduit par une purification de l'atmosphère interne à l'égard du gaz carbonique*. Les différences sont trop faibles pour qu'on puisse être bien affirmatif. En tous cas cette action est celle qu'indiquerait la théorie. C'est surtout le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ qui paraît modifié. De 1,22 il est passé à 0,86.

Le 13 décembre la température continuant de s'abaisser au dehors (fortes gelées), et même dans le laboratoire, l'atmosphère interne était presque semblable à l'air libre :

CO^2	1,22	temp. = 5° (8 h. 1/2 matin).
O	19,41	$\delta p = 0$.
Az	79,37	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,86$.

5°. *Expériences complémentaires : Mesures de la porosité. Diffusions de gaz étrangers. Résumé de l'ensemble.*

a. *Mesures nouvelles de la porosité.*

Il restait quelques points obscurs dans la connaissance de la porosité de la pomme de terre, et j'ai voulu les éclaircir par de nouvelles expériences.

Une pomme de terre est placée dans un petit entonnoir et y est mastiquée à la cire molle de telle sorte que sa surface soit partagée en deux parties : l'une grande, libre ; l'autre petite, incluse dans l'entonnoir. Ce dernier est maintenu de manière à ce que sa partie évasée soit tournée en haut, et l'on verse un peu d'eau dans l'espace laissé libre au-dessus du mastic de cire molle. Ceci ménage une fermeture hydraulique. La partie inférieure de l'entonnoir est reliée par un tube de caoutchouc à la pompe à mercure et l'on fait le vide. Dès que l'on a enlevé une fois l'air de l'entonnoir, tout l'air qui passe ensuite a dû traverser les tissus de

la pomme de terre, car aucune autre voie n'est ouverte.

L'expérience démontre que dans ces conditions il passe un grande quantité d'air, et que cette quantité est constante. C'est ce que nous avions déjà reconnu par d'autres essais nombreux (p. 316 à 320). En mesurant les volumes d'air reçus en un temps donné on peut se faire une idée de la porosité chez des sujets de diverses grosseurs. Voici des exemples :

N° 1. — Pomme de terre saucisse; P = 164 grammes, forme allongée, soumise au vide le 20 janvier à 10^{h},20; de 10^{h},32 à 10^{h},35 recueilli 2^{cc},88 de gaz, soit 0^{cc},96 à la minute, et 57^{cc},6 à l'heure.

N° 2. — Pomme de terre saucisse; P = 169 grammes forme ovalaire, soumise au vide à 10^{h},55. Elle a donné 2^{cc},90 en 3 minutes, c'est-à-dire 0^{cc},97 à la minute et 58^{cc} à l'heure.

On voit que ces deux sujets avaient exactement la même porosité.

N° 3. — Pomme de terre saucisse; P = 55 grammes, arrondie. Elle donne en 4 minutes dans un cas 2^{cc},30 de gaz, dans un autre 2^{cc},15. Ce qui équivaut en moyenne à 0^{cc},56 à la minute et à 33^{cc},4 à l'heure.

La porosité pour ce sujet semble donc plus petite que pour les précédentes. Or l'épaisseur que l'air avait à traverser dans ce dernier cas était beaucoup moindre que dans les deux premiers, la pomme de terre étant beaucoup moins grosse. La porosité que nous mesurons semblerait donc diminuer en même temps que l'épaisseur à traverser. Il y a là une contradiction qui n'est qu'apparente. En réalité la porosité mesurée dans ces expériences ne dépend pas de l'épaisseur traversée, mais uniquement de la surface. La preuve est facile à donner. Il suffit en effet de mesurer les surfaces incluses dans l'entonnoir, et non couvertes de cire molle. On trouve pour les n°s 1 et 2, environ 20$^{cm^2}$; pour le n° 3, environ 13$^{cm^2}$,9. En faisant le quotient des volumes passés par les surfaces qui les ont laissés passer, on a les

volumes passés à travers l'unité de surface. Ces volumes sont peu différents les uns des autres :

	Volumes d'air passés en une heure à travers 1 cm² de surface.
N° 1	2cc,9
N° 2	2 ,9
N° 3	2 ,5

C'est donc à la surface que s'opèrent les principaux frottements (voy. p. 303), et les mesures précédentes sont des mesures exprimant la porosité de la surface, non de la masse du tissu. On doit conclure que le périderme est la barrière principale qui sépare l'atmosphère interne d'avec l'extérieur. C'est ce que nous avions déjà soupçonné (p. 333).

De nouvelles mesures prises sur des sujets d'une autre provenance mais appartenant à la même variété de pomme de terre (saucisse) démontrent que la porosité superficielle varie notablement; en voici des exemples :

Poids de la pomme de terre.		Volume d'air filtré en une heure par 1 cm² de surface.
132 grammes		5cc,4
113 —		5 ,3
82 —	Surface du sommet	3 ,4
	Surface de la base	7 ,9
132 —	Surface du sommet	9 ,0
	Surface de la base	10 ,1

Ces résultats démontrent que *la porosité superficielle de la pomme de terre varie non seulement d'un sujet à l'autre, mais encore, sur un même tubercule, aux diverses régions de la surface.*

Cette variabilité n'a rien de surprenant, car le développement des lenticelles est lié de très près aux conditions extérieures, et ces formations peuvent acquérir des dimensions énormes dans un air très humide (1).

b. *Essais de diffusion de gaz étrangers.*

Les expériences diverses que nous avons décrites démon-

(1) Voy. Devaux, *Hypertrophie des lenticelles de la pomme de terre et de quelques autres plantes.* Bull. Soc. bot., Janv. 1891.

trent que les échanges gazeux de la pomme de terre s'effectuent à la fois par effusion à travers les ouvertures des lenticelles et par dialyse à travers la membrane, et que ces échanges en s'additionnant compensent à peu près les différences de vitesses de diffusion des gaz (voy. p. 339).

La compensation n'est cependant qu'approchée. Ainsi en plongeant la pomme de terre n° 67 dans le gaz d'éclairage pur, j'ai vu la pression interne monter en 5 minutes de 12^{mm},5 d'eau, puis s'abaisser lentement. Dans une atmosphère de gaz carbonique la pression s'est au contraire abaissée d'environ — 8^{mm} en 5 minutes. Ceci nous permet d'affirmer que ce sont les échanges par effusion qui l'emportent pour ce sujet. L'existence d'une compression constante chez ce sujet placé dans l'air libre nous avait déjà permis de le soupçonner.

Au contraire il est probable que pour les sujets chez lesquels on observe une dépression constante de l'atmosphère interne les résultats eussent été inverses, parce qu'alors ce sont les échanges par dialyse qui l'emportent sur les échanges par effusion.

c. *Résumé.*

Les diverses expériences faites sur la pomme de terre démontrent qu'il n'est pas impossible d'aborder le problème du mécanisme des échanges gazeux dans toute la complexité qu'il présente sur le vivant.

J'ai cherché à montrer dans cette étude comment les échanges gazeux qui se produisent entre l'atmosphère interne et l'extérieur étaient influencés par les divers facteurs. Nous avons pu reconnaître l'influence de la *respiration* et celle de l'*assimilation chlorophyllienne*, et la manière dont la *température*, en agissant sur la respiration, agit aussi sur la composition de l'atmosphère interne. Nous avons également apprécié l'influence simultanée de la *porosité* et de la *perméabilité* sur cette composition, ainsi que celle des

différences de pressions totales ou partielles qui peuvent influencer les échanges gazeux en agissant d'une manière parfois complexe. Nous avons montré que la *pression de la vapeur d'eau* a une influence sensible sur la composition de l'atmosphère interne, et que la *quantité d'eau contenue dans le périderme* a aussi une grande influence en agissant sur la perméabilité.

L'ensemble des résultats obtenus est, dans son sens général, bien conforme à ce que permettaient de prévoir les lois physiques de la diffusion (effusion et dialyse).

Ces résultats permettent de penser qu'on pourra, dans des expériences ultérieures, prendre des mesures réelles de toutes les données du phénomène, malgré l'enchaînement complexe de ces données.

DEUXIÈME PARTIE

AÉRATION DES TISSUS MASSIFS DE NATURES DIVERSES.

Les détails dans lesquels je suis entré en étudiant l'atmosphère interne de la pomme de terre et le mécanisme par lequel cette atmosphère se renouvelle dans l'air libre sont assez étendus pour me permettre d'être plus bref dans ce qui me reste à dire. L'étude de l'atmosphère interne des divers organes tuberculeux à tissus massifs que j'ai soumis à l'expérience m'a en effet donné des résultats très analogues à ceux déjà obtenus, et les procédés d'étude ont été presque toujours les mêmes.

CHAPITRE III

ATMOSPHÈRE INTERNE DES TISSUS MASSIFS TUBERCULEUX AUTRES QUE LA POMME DE TERRE (*carotte*, *topinambour*, *navet*, *betterave*, *chou-rave*, *radis noir*, *raifort*).

1° *Carotte. — Daucus Carota.*

La carotte est loin de présenter la rusticité et la résistance que nous avons rencontrées chez la pomme de terre, et qui rendaient ce tubercule si favorable à l'étude. Aussi les résultats auxquels je suis arrivé sont-ils plus intéressants au point de vue de la théorie du mécanisme des échanges gazeux qu'au point de vue absolu de la connaissance de la composition des gaz internes. Si je les donne, c'est uniquement pour apporter à la connaissance du mécanisme des échanges des faits qui confirment les interprétations déjà données, en les éclairant encore.

1. *Atmosphère interne.* — Le 10 mars, deux carottes de même grosseur et de même origine sont mises en expérience. Une cavité cylindrique presque axiale y est creusée et représente une lacune artificielle. Un tube muni d'un manomètre à eau est enfoncé partiellement dans chaque trou, et les joints sont clos à la gélatine. L'atmosphère est confinée dans chaque tube à 6 heures du soir.

Le 12 mars, vers 5 heures du soir, une prise de gaz est faite et analysée :

	Carotte A. $\delta p = -0^{mm},5$.		Carotte B. $\delta p = -6^{mm}$.
CO^2.............	8,80	CO^2.............	8,63
O...............	10,59	O...............	2,41
Az..............	80,62	Az..............	88,96
$\delta p \frac{CO^2}{O}$	= 0,87	$\delta p \frac{CO^2}{O}$	= 0,47

Il est remarquable de voir que la proportion de gaz carbonique soit à peu près la même chez les deux sujets. Au contraire celle d'oxygène est beaucoup plus grande pour A, où le manomètre marque — 0,5, que pour B, où le manomètre marque — 6. C'est sans doute parce que la porosité est plus faible pour B que pour A.

Les analyses ultérieures ont maintenu ces différences avec la plus grande netteté, quoique des variations considérables aient eu lieu. Voici la série des analyses :

	12 mars, 5 h. Air libre.	13 mars, 5 h. Air libre.	19 mars, 2 h. Air libre.	20 mars. Eau. (Dep. 19 mars, 3 h. 30 m.)	20 mars, 6 h. Eau.	21 mars. Air libre. (Dep. 20 mars, 6 h.)
CAROTTE A.	$\delta p = -0^{mm},5$	$\delta p = -0^{mm},5$	$\delta p = -0^{mm},5$	$\delta p = +1^{mm}$	$\delta p = +11^{mm}$	$\delta p = -1^{mm}$
CO^2...	8,80	11,75	7,10	14,23	1,37	11,48
O.....	10,59	7,33	9,30	7,06	1,31	9,96
Az....	80,62	80,92	83,60	78,71	77,32	80,56
$\delta p \frac{CO^2}{O}$	0,87	0,87	0,62	1,04	1,10	1,06
CAROTTE B.	$\delta p = -6^{mm}$	$\delta p = -5^{mm}$	$\delta p = -5^{mm}$	$\delta p = -18^{mm}$	$\delta p = -74^{mm}$	
CO^2...	8,63	11,63	7,34	14,29	17,76	11,92
O.....	2,41	0,40	1,55	1,40	1,00	0,67
Az....	88,96	87,97	91,11	84,31	81,24	87,41
$\delta p \frac{CO^2}{O}$	0,47	0,57	0,38	0,72	0,90	0,59

Du 19 mars à 3 heures et demie au 20 mars à 6 heures, les deux sujets ont été immergés sous l'eau et s'y sont beaucoup gonflés. Tout le reste du temps, ils étaient à l'air libre, où ils subissaient une dessiccation lente mais sensible.

Résultats. — 1° La proportion de gaz carbonique varie beaucoup pour chaque sujet. Celle de l'oxygène varie moins. Il y a, du reste, indépendance complète entre les variations du gaz carbonique et celles de l'oxygène, chez le même sujet.

2° Si l'on compare les deux sujets entre eux, on voit, au contraire, que les variations de proportions du gaz carbonique sont tout à fait parallèles. Pour le montrer plus nettement, nous mettrons en regard ces proportions :

	12 mars.	13 mars.	19 mars.	20 mars.	20 mars.	21 mars.
Carotte A, CO^2 p. 100.	8,80	11,75	7,10	14,23	21,37	11,48
— B, CO^2 p. 100.	8,63	11,63	7,34	14,29	17,76	11,92

La seule discordance apparaît le 20 mars, dans des conditions tout à fait en dehors de la normale. Autrement, le parallélisme est complet.

3° Il semble exister une relation entre la dépression de l'atmosphère interne, sa pauvreté en oxygène et sa richesse en azote. Pour le sujet B, le manomètre a toujours été plus déprimé que pour le sujet A, et toujours son atmosphère a contenu moins d'oxygène et plus d'azote.

Interprétation. — 1° Si une seule voie s'offre aux échanges de tous les gaz, porosité ou perméabilité, les faits précédents sont difficiles à comprendre. Si les deux voies existent, tout devient facile. Il suffit d'admettre que la porosité du sujet B était plus faible que celle de A, tandis que la perméabilité des deux sujets était exactement la même. Ceci n'a rien d'invraisemblable, car la surface des deux sujets était sensiblement la même, et soumise aux mêmes conditions extérieures. Ce sont ces conditions extérieures qui, faisant varier l'état de dessiccation de la surface, faisaient varier la perméabilité. Ces variations pouvaient être considérables, mais

devaient rester parallèles chez les deux sujets. C'est ce qui a eu lieu, comme le montrent les variations considérables et parallèles du gaz carbonique chez les deux sujets. Théoriquement, en effet, c'est ce gaz dont la proportion doit être atteinte le plus par les variations de la perméabilité.

2° Si nous supposons que la *porosité* du sujet B était plus faible que celle du sujet A, on s'explique facilement la relation signalée plus haut en troisième lieu. Le gaz carbonique en sortant par dialyse détermine une dépression. Si la porosité est faible, cette dépression est forte, ce qui produit un courant rentrant plus rapide à travers les ouvertures. L'air ainsi rentré à l'état de courant accumule de l'azote à l'intérieur, et ce gaz peut d'autant moins s'échapper ensuite par effusion que le courant rentrant est plus rapide. La faible proportion d'oxygène est également due à la faible porosité.

En résumé, les résultats obtenus s'interprètent facilement si l'on admet que les échanges des gaz peu solubles (O et Az) se produisent surtout à travers les ouvertures, tandis que les échanges des gaz plus solubles (CO^2) se produisent surtout à travers l'enveloppe. Les échanges de l'oxygène se feraient principalement par *effusion*, ceux du gaz carbonique principalement ou entièrement par *dialyse*. Il est possible que tout le gaz carbonique produit sorte uniquement par dialyse quand le courant d'air qui rentre par les pores est assez rapide pour empêcher la sortie par effusion. C'est ce cas qui paraît réalisé ici.

Remarque. — Il ne faut pas se dissimuler que le parallélisme remarquable trouvé précédemment pour les carottes A et B est certainement accidentel et tenait à ce que ces sujets avaient même origine, même état, même poids, même surface et étaient placés dans les mêmes conditions. Ces ressemblances permettent de penser que l'intensité respiratoire et la perméabilité de l'enveloppe générale étaient semblables. Un seul facteur différait, la porosité, et ceci a rendu l'expérimentation très instructive, pour l'étude du mécanisme des échanges.

2. Conclusions. — 1° *Les échanges gazeux de la partie tuberculeuse de la carotte cultivée se produisent simultanément par effusion et par dialyse.*

2° *Il paraît y avoir indépendance complète de ces deux sortes de diffusion.*

Les autres recherches que j'ai faites sur la carotte ajouteraient peu de chose à ce que je viens de dire. Je les ai faites tantôt en creusant une cavité dans les tissus, comme pour les sujets précédents, tantôt en employant des sujets intacts. Disposés d'une manière analogue à celle employée pour les pommes de terre, tous ces sujets étaient placés dans du sable ordinairement humide. Les moyennes des résultats obtenus donnent une idée de la composition de l'atmosphère interne chez la carotte :

	N° 81 (moy. de 9 analyses) $\delta p = -39$	N° 82 (8 analyses) $\delta p = -14$	N° 91 (4 analyses) $\delta p = -2$	N° 95 (5 analyses) $\delta p = -20$	N° 96 (3 analyses) $\delta p = -61$
CO^2	8,17	5,75	4,10	4,73	3,91
O	2,41	10,39	14,19	7,93	8,52
Az	89,41	83,86	81,71	87,34	87,57
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,44	0,55	0,64	0,37	0,32

Ces résultats sembleraient indiquer pour la carotte une atmosphère interne souvent pauvre en oxygène. Mais les conditions auxquelles étaient soumis les sujets n'étaient ni régulières, ni suffisamment physiologiques ; la végétation des sujets pendant la durée de l'expérience a été faible et maladive. Les résultats qui précèdent ne donnent alors qu'une mesure approximative de l'atmosphère interne. Malgré cela elles nous éclairent beaucoup sur le mécanisme des échanges, car on peut en tirer les conclusions suivantes :

1° *L'atmosphère interne de la carotte cultivée diffère notablement de l'air libre à la fois dans sa composition et dans sa pression.*

2° *Les différences les plus fortes se rapportent à la proportion d'oxygène. De sorte que l'atmosphère interne d'une carotte est rendue plus impure par la diminution de l'oxygène que par l'augmen-*

tation du gaz carbonique. C'est ce qu'exprime le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$,
toujours beaucoup plus petit que l'unité.

3° *On doit en conclure que la perméabilité des parois cellulaires externes pour les gaz est très notable, comparée à la porosité.*

4° *La pression totale de l'atmosphère interne est toujours moins grande que celle de l'air extérieur.*

5° *La proportion d'azote dans l'atmosphère interne est toujours plus grande que dans l'air extérieur.*

On doit admettre que cette accumulation est due à la rentrée continuelle de l'air extérieur à travers les pores; cette rentrée a pour cause la dépression interne. Quant à cette dépression, elle est due essentiellement à la sortie du gaz carbonique, plus facile que la rentrée de l'oxygène.

3. *Porosité de la carotte.* — J'ai fait quelques essais pour reconnaître la porosité de la carotte. Je citerai les expériences suivantes :

N° 80. Une grosse carotte récemment récoltée et munie de ses feuilles est mastiquée par sa partie inférieure intacte dans un entonnoir en verre, à l'aide de cire molle. L'entonnoir est ensuite renversé et l'on verse un peu d'eau à l'intérieur par-dessus la surface du sujet. Après avoir relié le tube de l'entonnoir à une trompe à eau au moyen d'un tube de caoutchouc, on commence à aspirer l'air de l'entonnoir. Aussitôt que l'aspiration devient notable on voit des bulles apparaître sur la carotte en des régions déterminées. Ces régions sont représentées par des zones horizontales, ayant l'aspect de dépressions blanchâtres, allongées dans le sens périphérique et très visibles. C'est de ces sortes de fentes que s'échappent les radicelles, et j'ai reconnu plus tard que ce sont des *lenticelles.*

Quand on a coupé la carotte avant de la mastiquer dans l'entonnoir, on voit que les bulles se dégagent aussi par la *totalité de la coupe.* Ceci montre nettement que *tous les tissus de la carotte sont notablement poreux.* Quand on produit une

dépression croissant peu à peu, les premières bulles apparaissent au centre, dans le bois, sous une dépression de — 6 à — 8 centimètres de mercure; puis la zone d'où elles s'échappent s'élargit et gagne bientôt la périphérie. Il subsiste entre le bois et l'écorce une zone qui donne les bulles les plus tardives. Quand la dépression employée devient un peu plus forte, la masse de bulles qui se dégagent est très considérable et se maintient constante. L'air filtre donc facilement à travers les tissus d'une carotte vivante.

L'étude anatomique explique ces résultats. Elle montre des méats pleins d'air gazeux répandus partout; ils sont concentriques à la périphérie, rayonnants dans le centre. Ils manquent uniquement dans la couche de cellules subérifiées qui occupent la périphérie. Cette couche forme une membrane d'enveloppe qui limite nettement l'air confiné dans l'ensemble ramifié des méats d'avec l'air libre. Mais cette cuirasse présente des défauts, de véritables ouvertures par lesquelles l'atmosphère interne communique avec l'atmosphère externe : ces ouvertures sont formées par les *lenticelles* allongées que j'ai signalées plus haut. Quand la coupe faite dans l'organe intéresse une de ces lenticelles, on voit les méats pleins d'air de l'écorce se rassembler et former un cône obscur dont le sommet converge vers l'extérieur; ce cône de l'appareil gazeux interne s'ouvre directement dans l'air libre sur toute la longueur de la lenticelle (1 centimètre et plus), mais surtout au milieu de cette longueur. C'est par là que se font, pour la carotte, les échanges par effusion.

Autres expériences. — Quand la carotte est mastiquée dans l'entonnoir par sa partie supérieure, après section des pétioles des feuilles, on voit que l'air sort non seulement par les lenticelles de la carotte, mais encore par *la section des pétioles*. Ce dernier fait est remarquable, en ce qu'il montre une communication certaine des méats de la partie tuberculeuse avec ceux des pétioles foliaires. J'ai voulu rechercher si l'air pouvait suivre un chemin inverse, entrer par les pétioles des feuilles jusque dans les tissus massifs de la carotte.

Voici comment j'ai expérimenté. Les tronçons des pétioles coupés sont introduits dans un tube de verre, et celui-ci est mastiqué à l'aide d'un peu de cire molle. En plongeant ensuite dans l'eau la carotte ainsi préparée, je souffle fortement dans le tube de verre, pour voir si l'air insufflé sortira par les lenticelles. Mais rien n'apparaît. Je coupe ensuite la carotte en travers, à partir de sa pointe, par tranches successives. Lorsque la section pratiquée arrive dans la région la plus renflée, on voit sortir des bulles fines et nombreuses par la surface de section; ces bulles s'échappent principalement de la région ligneuse centrale, quelques-unes aussi de l'écorce. *L'air insufflé par les pétioles foliaires filtrait donc certainement jusqu'au centre de la carotte.* Cette expérience démontre que le tissu massif de la carotte peut fort bien recevoir de l'air pur par les feuilles, la communication gazeuse est suffisamment directe.

Résumé. — Les quelques recherches faites sur la carotte cultivée confirment donc les résultats généraux que nous avions obtenus pour la pomme de terre, avec quelques différences secondaires. L'atmosphère interne contient toujours de l'oxygène, en proportion variable il est vrai. Elle contient moins de gaz carbonique que ne semblerait le faire prévoir sa pauvreté relative en oxygène, et nous avons montré que cet effet est dû essentiellement à ce que le gaz carbonique se diffuse facilement à travers l'enveloppe externe, qui est notablement perméable. Cette enveloppe est également poreuse, grâce à l'existence de lenticelles spéciales, très longues, mais étroites, qui mettent en relation les méats avec l'extérieur. L'atmosphère interne présente toujours une dépression interne, grâce à laquelle l'azote de l'air vient s'accumuler dans l'atmosphère interne.

On voit que la théorie adoptée pour la pomme de terre paraît aussi expliquer le mécanisme des échanges gazeux pour la carotte.

2° Topinambour. — Helianthus tuberosus.

Peu de mesures ont été faites, parce que ces tubercules se dessèchent rapidement à l'air. Je citerai cependant les analyses de l'atmosphère interne se rapportant au sujet n° 29, à cause de leur intérêt touchant le mécanisme des échanges gazeux. Ce sujet est creusé d'un trou représentant une lacune artificielle, et l'atmosphère de cette lacune et du tube de verre qui y attient est confinée le 18 mars. Le sujet est laissé dans l'air libre. Voici les compositions trouvées :

	21 mars.	22 mars.	25 mars.	26 mars.	28 mars.
CO^2	7,33	9,16	7,97	8,67	10,46
O	9,04	9,26	14,24	14,82	8,66
Az	83,63	81,59	77,79	76,51	80,88
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,68	0,79	1,21	1,44	0,92

Du 18 au 26 mars, ce topinambour étant laissé à l'air libre se desséchait beaucoup. La dessiccation, apparente le 22 mars, était très avancée le 26 mars. Ce jour-là, le sujet fut mouillé sur toute sa surface, et couvert d'un papier Joseph imbibé.

On devine, en voyant le tableau, que la dessiccation progressive augmentait la porosité, car la proportion d'oxygène augmente beaucoup du 21 au 26 mars. Celle de gaz carbonique augmente un peu aussi, mais beaucoup moins qu'on n'aurait pu le penser. C'est que la diminution de la perméabilité par la dessiccation est compensée en grande partie par l'augmentation de la porosité. Il se produit en outre un courant sortant de gaz, car le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ dépasse de beaucoup l'unité (26 mars) et la proportion d'azote passe de 83,63 à 76,51.

Gain en oxygène, en gaz carbonique et en pression totale interne, et perte en azote, tels sont les effets de la dessiccation superficielle. Ces effets sont dus à ce que la perméabilité diminue, tandis que la porosité augmente beaucoup.

Mais quand le sujet est mouillé (26 mars), en deux jours tout est changé. Il y a gain en gaz carbonique et en azote, mais perte en oxygène. Ces effets sont produits par la diminution de la porosité, car l'eau bouche les voies d'aération. C'est exactement ce que nous avait montré la pomme de terre.

3° *Navet. — Brassica Napus.*

La racine tuberculeuse du navet présente des facilités d'expérimentation plus grandes que celle de la carotte. parce que l'intérieur des tissus présente une porosité générale plus grande. Toutefois la résistance à la dessiccation est faible, analogue à celle de la carotte, et ceci m'a obligé à placer les sujets dans une atmosphère humide. Les uns ont été placés dans l'air humide (n°s 22, 35, 36, 37, 38), les autres dans la terre humide (n°s 39 et 40) (voy. fig. 3, p. 305). Les différences observées dans ces conditions sont exposées plus loin.

1. *Porosité.* — La porosité interne des tissus du navet est assez grande pour qu'on puisse qualifier ces tissus de spongieux. La porosité est maxima vers le centre. Elle est plus grande dans les gros individus que dans les petits. Dans cette masse de méats énormes, tous anastomosés entre eux, l'air circule avec la plus grande facilité. On en a la preuve en soufflant de l'air à l'intérieur au moyen d'un tube mastiqué dans un trou pratiqué dans le sujet. Si celui-ci est dans l'eau, on voit ordinairement sortir des bulles par quelques points de la surface, ce qui montre que l'air filtre à travers les tissus. Les bulles sortent parfois par des lenticelles hypertrophiées. Ces lenticelles sont nombreuses sur les gros navets, rares ou absentes chez les petits. Le navet n° 38, qui était très volumineux, en possédait beaucoup et donnait un grand nombre de bulles par insufflation sous l'eau.

La *porosité* de la surface est toujours beaucoup moindre que celle des tissus internes.

Quant à la *perméabilité* de cette surface, la facile dessicca-

tion du navet à l'air libre fait présager qu'elle doit être notable.

2. *Atmosphère interne.* — Pour étudier l'atmosphère interne, j'ai toujours analysé l'air d'une lacune artificielle creusée dans le sujet (voy. p. 303). Voici les résultats obtenus sur divers sujets mis en expérience le 27 mars. Ils expriment la composition et la pression de l'atmosphère interne au 29 mars, entre 10 et 11 heures du matin :

	N° 36 poids = 59 gr. Air humide. $\delta p = -7$.	N° 38 p. = 291 gr. Air humide. $\delta p = -0$.	N° 39 p. = 51 gr. Terre humide. $\delta p = -11$.	N° 40 p. = 61 gr. T. humide. $\delta p = -3$.
CO^2	1,82	2,44	1,78	1,39
O	15,11	17,31	13,99	12,90
Az	83,07	80,25	84,23	85,70
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,32	0,70	0,26	0,18

Résultats. — 1° L'atmosphère interne du navet est généralement assez pure, surtout à l'égard du gaz carbonique, dont la proportion est d'environ 2 p. 100 seulement.

2° La proportion d'oxygène contenue dans l'atmosphère interne est plus petite que ne semblerait le faire prévoir la pauvreté en gaz carbonique. Les différences avec l'air pur dépassent 3 à 5 p. 100 pour les navets placés dans l'air libre. Elles vont au delà de 7 p. 100 pour les navets placés dans la terre humide.

3° Il en résulte que le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$, toujours plus petit que l'unité, peut arriver à être très petit quand le sujet est placé dans le sol.

4° La proportion d'azote est toujours plus grande que dans l'air; la différence minima existe pour le gros navet très poreux n° 38; la différence maxima existe pour les navets placés dans la terre humide.

5° La pression de l'atmosphère interne est toujours inférieure à la pression extérieure de quelques millimètres d'eau. Elle est minima pour le gros navet très poreux, et alors presque réduite à 0.

Interprétations. — 1° Laissons de côté pour le moment le gros navet n° 38, et considérons les autres. Il est évident que l'atmosphère interne n'est pas la même quand le sujet est dans l'air humide que lorsqu'il est dans la terre humide.

Ceci tient à ce que les particules de terre, enveloppées d'une mince couche d'eau, s'appliquent sur beaucoup de points de la surface du sujet souterrain ; ces points reçoivent sans cesse de l'eau *par capillarité* et en fournissent aux points voisins. La surface est ainsi imbibée d'eau liquide, ce qui augmente plus la perméabilité des membranes que l'eau à l'état de vapeurs (1). C'est parce que la perméabilité est plus grande que la proportion de gaz carbonique interne est minima dans les sujets souterrains.

Mais cette imbibition de la surface par l'eau liquide ferme aussi un grand nombre d'ouvertures, comme nous l'avons vu pour la pomme de terre (p. 334). La porosité étant diminuée, la rentrée de l'oxygène est ralentie.

De ce double effet résulte l'abaissement considérable du rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ observé pour les sujets souterrains, et la forte accumulation d'azote dans l'intérieur de ces sujets.

2° Le gros navet n° 38, qui pèse environ cinq fois plus que le navet n° 36, possède une atmosphère interne plus riche en gaz carbonique et en oxygène que celle de ce dernier. La richesse en oxygène n'est pas surprenante, ce sujet étant très poreux, comme l'ont montré les essais préalables. Mais la richesse en gaz carbonique aurait le droit de surprendre si l'on admettait que ce gaz sort aussi par les pores du sujet. Elle s'explique facilement, au contraire, si l'on admet qu'il sort par dialyse à travers toute l'enveloppe.

La surface d'échanges est en effet augmentée moins rapidement que le poids, c'est-à-dire que la quantité de gaz carbonique produite. Au lieu que les poids ont augmenté dans le rapport $\frac{291}{59} = 4,9$, les surfaces ont augmenté seulement dans

(1) Voy. Wiesner et Molisch, *loc. cit.*, p. 713.

le rapport $\sqrt[\frac{2}{3}]{\frac{291}{59}} = 2,9$. Si la perméabilité de l'unité de surface est restée la même, il faut qu'il sorte 4,9 fois plus de gaz carbonique à travers une surface 2,9 fois plus grande; il faut donc que la différence de pression 1,82 déterminant la sortie du gaz carbonique soit multipliée par $\frac{4,9}{2,9} = 1,7$. Ce produit donne le chiffre 3. La théorie indiquerait donc pour le gros navet une proportion nécessaire de 3 p. 100 de gaz carbonique interne. On a trouvé 2,44. Le sens de la variation a été donc seul indiqué avec certitude, non sa mesure exacte. Les données que nous possédions étaient trop approximatives.

3. *Conclusions*. — Les faits expérimentaux confirment donc les déductions théoriques que l'on pouvait prévoir. Ils confirment la généralité des conclusions déjà obtenues et permettent d'en ajouter deux autres probablement générales.

Chez le navet :

1° *Quand la plante tuberculeuse est placée dans la terre humide, son atmosphère interne est plus pauvre en acide carbonique et en oxygène que quand elle est placée dans l'air humide. La porosité y diminue, la perméabilité y augmente.*

2° *L'atmosphère interne d'un gros sujet est plus riche en oxygène et en gaz carbonique que celle d'un petit sujet. C'est qu'en général la porosité totale augmente avec la taille, tandis que la perméabilité totale diminue relativement au poids.*

Remarque. — D'autres analyses ont été faites. Elles m'ont démontré que dans la terre humide il existe un air contenant jusqu'à 1 p. 100 de gaz carbonique. Les différences de pressions internes et externes pour ce gaz sont donc encore plus faibles que ne semble l'indiquer le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ donné plus haut. Ceci montre que dans la terre la *perméabilité des tissus* est très grande et permet une sortie très facile pour le gaz carbonique.

Ces faits nous éclairent sur les conditions physiques des échanges gazeux de tous les organes souterrains.

4° *Betterave. — Beta vulgaris.*

1. *Atmosphère interne.* — Le 29 mars, une betterave rouge pesant 842 grammes est mise en expérience. Une cavité creusée suivant l'axe, à partir du sommet, joue le rôle de lacune artificielle. Un tube de verre muni d'un manomètre à eau y est mastiqué. Le sujet est placé dans un air humide, et l'atmosphère des tubes est confinée. Le 31 mars, le manomètre indique une dépression de — 18^{mm} d'eau.

Cette dépression diminue ensuite très lentement, de sorte qu'elle est encore — 7 le 27 mai. Ceci se produit évidemment parce que, même dans l'air humide, la surface se desséchait peu à peu.

Le 23 mai, une prise de gaz avait la composition suivante :

CO^2..................	4,68	$\delta p = -7$
O..................	12,94	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,59$
Az..................	82,38	

A ce moment-là le sujet avait poussé beaucoup de racines qui plongeaient dans l'eau sous-jacente; mais le feuillage paraissait se développer avec peine, et des pucerons l'avaient envahi. Aussi je résolus de planter la betterave dans la terre et j'adoptai pour cela le dispositif que représente la figure 4 (p. 307).

A la suite du transplantement les feuilles poussées au laboratoire tombèrent, mais il en naquit beaucoup de nouvelles, couronnant le sommet. Plus tard ce sujet se développa avec une grande vigueur, poussant de grandes branches et produisit beaucoup de fleurs et de graines.

Le 7 juin, une prise de gaz est faite, une autre le 10 juin :

	7 juin $\delta p = -15$	10 juin (pluie récente) $\delta p = -2$
CO^2	6,87	5,01
O	5,46	6,81
Az	87,67	88,18
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,44	0,36

Le 7 juin, l'air confiné dans le sol à côté de la betterave, à 30 centimètres de profondeur, avait la composition suivante :

CO^2	0,40
O	20,11
Az	79,48

On voit que la betterave plongée dans la terre humide possède une atmosphère interne fort différente de celle qu'elle avait quand elle se trouvait dans l'air humide.

Le gaz carbonique y paraît légèrement augmenté, l'oxygène fortement diminué, et l'azote fortement augmenté. Quant à la dépression elle était plus grande au 7 juin qu'au 27 mai. La dépression indiquée au 10 juin n'est pas la normale, parce qu'une pluie récente venait de tomber et de la modifier.

La plupart de ces faits sont conformes aux résultats obtenus sur le navet, et s'expliquent de la même manière. L'humidité du sol augmente la perméabilité, mais diminue beaucoup la porosité.

Notons ici que l'atmosphère interne de la betterave est beaucoup moins pure que celle du navet. Cela tient à ce que les tissus sont moins poreux et plus volumineux.

Remarque. — Jusqu'à présent, j'ai établi le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ en supposant que les pressions totales étaient les mêmes à l'intérieur qu'à l'extérieur. Ceci n'est pas exact, puisque le manomètre indique toujours une différence de pressions. Mais en introduisant dans les calculs la correction qui se rapporte à cette différence, j'ai trouvé que l'erreur est négligeable dans la plupart des cas. Ainsi pour le 7 juin le rap-

port corrigé est 0,446, et non corrigé il est 0,441. L'erreur porte sur la troisième décimale, que je néglige toujours.

5° *Chou-rave. — Brassica Rapa.*

La racine de chou-rave atteint une grosseur considérable. J'ai fait quelques expériences sur des sujets pesant environ 1 kilogramme. Mais les tissus, laissés dans l'air libre, se desséchaient rapidement, de sorte que les résultats obtenus ne semblent pas devoir être rapportés ici. Je signalerai seulement la variation du rapport des différences de pressions $\delta p \frac{CO^2}{O}$. On sait que ce rapport exprime le quotient suivant:

$\delta p \frac{CO^2}{O}$ = quotient de la différence entre la pression de CO^2 interne et celle de CO^2 externe par la différence entre la pression d'O externe et d'O interne.

Du 1er au 3 mars ce rapport est passé de 0,66 à 1,60. Cet effet est produit par la dessiccation. Le 25 mars, il était monté à 1,91 et la dessiccation était alors très avancée. Il y avait à ce moment-là 19,66 p. 100 de gaz carbonique dans l'atmosphère interne, et seulement 72,83 p. 100 d'azote. En plaçant le sujet dans l'air humide le rapport descendit en trois jours à 1,33 et les proportions du gaz carbonique et de l'azote devinrent 13,80 et 75,80.

Ces chiffres ne signifient rien de précis au point de vue de la composition normale de l'atmosphère interne du chou-rave. Les conditions étaient trop anormales. Mais ils méritent d'être signalés au point de vue du mécanisme des échanges. Ils montrent que, par suite de la dessiccation superficielle qui diminue la perméabilité des surfaces, le gaz carbonique peut s'accumuler beaucoup dans l'intérieur et en chasser l'azote par les pores, en augmentant la pression totale.

6° *Radis noir. — Raphanus niger.*

Quelques mesures faites sur la racine tuberculeuse du

radis noir m'ont démontré que son atmosphère interne a une composition constante voisine de celle trouvée pour la pomme de terre. Un sujet mis en expérience le 13 mars, et placé dans l'air humide, donna les résultats suivants :

	22 mars.	26 mars.
CO^2	4,07	4,32
O	14,70	14,49
Az	81,23	81,19
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,67	0,68

7° *Raifort. — Cochlearia Armoracia.*

La grosse souche tuberculeuse du raifort est peu poreuse dans ses portions externes. L'étude de l'atmosphère interne a montré que celle-ci est assez pure quand le sujet est placé depuis peu de temps dans l'air humide. Mais plus tard, et malgré la présence de l'air humide, la surface se dessèche lentement, ce qui change la composition de l'atmosphère interne. C'est ce que montre le tableau suivant qui renferme les résultats des mesures prises sur un sujet de cette espèce du 6 mars au 10 juin :

	7 mars.	20 mars.	3 juin.	7 juin.	10 juin.
CO^2	2,36	2,63	8,33	8,45	8,37
O	17,20	17,49	11,95	12,48	12,75
Az	80,44	79,88	79,72	79,07	78,88
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,66	0,80	0,94	1,02	1,04

A la fin de cette période, le sujet présentait un aspect satisfaisant et poussait des bourgeons nombreux.

On voit qu'ici encore, par suite de la dessiccation lente, le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ s'est accru d'une manière continue. Remarquons aussi que la proportion d'oxygène a diminué. C'est l'inverse qui se produit d'ordinaire, car la dessiccation augmente le plus souvent la porosité. Le fait actuel montre que cette règle est probablement sujette à des exceptions.

8° *Céleri-rave. — Apium graveolens.*

Le grosse souche arrondie du céleri-rave cultivé est extrêmement poreuse, et même spongieuse. Quand on y comprime de l'air par insufflation dans une cavité percée à cet effet, le sujet, plongé sous l'eau, dégage des bulles assez nombreuses qui sortent principalement par l'équateur. Ces bulles sont souvent volumineuses. A cette grande porosité correspond une grande pureté de l'atmosphère interne. C'est ce que montrent les analyses suivantes faites le 21 mars sur deux sujets mis en expérience le 13 mars avec de l'air pur :

	N° 20.		N° 21.
CO^2	1,61	CO^2	1,62
O	18,99	O	19,25
Az	79,40	Az	79,13
$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,89$		$\delta p \frac{CO^2}{O} = 1,03$	

Les manomètres n'indiquaient aucune différence de pressions avec l'extérieur.

Mesure de la porosité. — Le sujet n° 21 a été soumis à des expériences de mesures de la porosité. Un index d'eau d'une longueur déterminée descend dans un tube vertical relié à ce sujet et détermine la filtration de l'air à travers les tissus. On reconnaît ainsi que :

1° *La filtration de l'air est proportionnelle à la différence des pressions.*

2° *En une heure il passerait* 360 *centimètres cubes d'air pour une différence de pressions de* 1 *centimètre d'eau.* Cette porosité est très grande; elle explique la pureté relative de l'atmosphère interne, malgré les fortes dimensions atteintes par ces organes tuberculeux.

9° *Panais. — Pastinaca sativa.*

L'atmosphère de la racine volumineuse de cette ombellifère a été analysée chez deux sujets seulement, et les résultats sont trop différents pour qu'on puisse en tirer une conclusion générale. Voici les compositions trouvées :

	1er sujet. 12 mars.	1er sujet. 20 mars.	2e sujet. 20 mars.
CO^2	3,30	2,20	4,98
O	16,84	17,34	10,26
Az	79,96	80,46	84,76
$\delta p \frac{CO^2}{O}$ =	0,83	0,63	0,49

Les fortes différences d'un sujet à l'autre paraissent tenir à ce que la porosité superficielle est très variable, n'étant produite que par des ouvertures rares et peut-être accidentelles.

La perméabilité superficielle est notable, comme le démontre la valeur faible du rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ et l'accumulation d'azote dans l'atmosphère interne.

Résumé. — L'ensemble des essais faits sur la Carotte, le Topinambour, le Navet, la Betterave, le Chou-rave, le Radis noir, le Raifort, etc., montre que dans tous ces organes tuberculeux massifs il existe une porosité parfois très notable; que l'air confiné dans les méats contient toujours de l'oxygène le plus souvent en proportions analogues à celles qui existent dans l'air libre; enfin que les échanges gazeux se produisent exactement par le même mécanisme que ceux du tubercule de la pomme de terre.

CHAPITRE IV

ATMOSPHÈRE DE DIVERS ORGANES MASSIFS NON TUBERCULEUX (BULBES, FRUITS, CHAMPIGNONS).

BULBES.

1° *Oignon. — Allium Cepa.*

Le bulbe de l'oignon est formé de tuniques charnues très grandes, étroitement emboîtées les unes sur les autres, et enveloppées par des tuniques minces et desséchées. L'ensemble constitue une masse presque pleine, dans laquelle l'air libre ne peut pénétrer que par des espaces très étroits.

A ce titre il était intéressant de déterminer la composition de l'air qui peut arriver dans les parties profondes.

Un tube de verre légèrement évasé fut mastiqué sur la base d'un oignon volumineux à l'aide d'une solution épaisse de gélatine. Le dessous du plateau, région qui porte ordinairement les racines à sa périphérie, était enfermé dans la cavité du tube, mais aucune lésion des tissus ne fut effectuée. Grâce à cette disposition l'air confiné dans la cavité du tube de verre ne pouvait se renouveler qu'à travers le plateau intact et les parties les plus profondes des tissus, et devait nécessairement se mettre bientôt en équilibre complet de composition et de pression avec l'atmosphère la plus interne de l'oignon.

Le 25 février 1890, à 5^h45^m du soir, l'atmosphère confinée dans le tube de verre est remplacé par l'azote impur. A 6^h35^m une prise est faite, puis une autre le lendemain à 3^h40^m.

Voici les compositions trouvées :

	25 février.	26 février.	
CO^2.........	1,00	5,58	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,85$
O..........	8,60	14,21	
Az.........	90,40	80,21	

On voit qu'en un jour la proportion d'azote est devenue voisine de celle de l'air libre, ce qui permet de penser que l'équilibre stable est presque atteint aussi pour les autres gaz. C'est en effet ce que prouvent d'autres analyses faites du 28 février au 20 mars :

	28 février.	7 mars.	mars.
CO^2..............	6,94	5,22	4,50
O	13,59	15,63	16,60
Az	79,47	79,16	78,90
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,96	1,00	1,07

On voit que pour ce bulbe l'atmosphère interne présente une composition à peu près constante, analogue à celle trouvée chez la pomme de terre. Le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ est voisin de

l'unité, mais augmente peu à peu, sans doute parce que le séjour du sujet à l'air libre détermine une dessiccation lente.

FRUITS.

Parmi les fruits, je n'ai étudié, au point de vue de l'atmosphère interne, que la pomme, la poire, l'orange, le citron et divers fruits de Cucurbitacées. Ces fruits se partagent en deux groupes bien distincts au point de vue de la porosité de l'enveloppe. Chez les uns, il paraît probable que la porosité superficielle est toujours faible ou nulle (Pomacées, Aurantiacées), tandis que chez les autres elle est normale et souvent considérable (Cucurbitacées).

2° *Pomme. — Pirus Malus.*

Les recherches que j'ai faites sur ce fruit m'ont démontré que l'atmosphère interne présente une composition assez constante chez un même sujet, mais très variable quand on compare des sujets différents.

Les premières expériences ont porté sur une pomme (P_1) sur laquelle un tube de verre fut mastiqué, de manière à confiner à l'intérieur du tube la région de l'ombilic inférieur du fruit. Aucune ouverture n'était pratiquée dans les tissus, l'ouverture évasée du tube étant simplement appliquée à la surface et maintenue extérieurement à l'aide d'une solution épaisse de gélatine. Celle-ci en se solidifiant ferme tous les joints et colle solidement le tube de verre au fruit.

Mesure de la porosité. — En adaptant le tube de verre à un tube de caoutchouc relié à la pompe à mercure, j'ai fait le vide. J'ai ainsi recueilli 2^{cc},2 à la minute d'un gaz qui présentait la composition suivante :

CO^2	5,89	»
O	18,32	19,46
Az	75,79	80,54

Le volume dégagé en une minute devient ensuite 2^{cc}, puis

$1^{cc},7$. Le surlendemain je recueillis en une minute 2^{cc} du gaz suivant :

CO^2	10,14	»
O	14,43	16,05
Az	75,43	83,95

La proportion d'*azote* recueilli reste constante (75, 79 et 75, 43); on est donc assuré que cet azote vient de l'extérieur, c'est-à-dire qu'il y a eu filtration à travers les tissus. Il y a donc une porosité certaine.

a. *Atmosphère interne.* — Le 25 février, vers 5 heures du soir, l'atmosphère du tube attenant à la pomme P_1 est confinée.

Le lendemain 26 février, à 3^h20^m, l'analyse d'une prise de gaz donne la composition suivante :

CO^2	8,06	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,77$
O	10,35	
Az	81,59	

Cette composition est voisine de la normale (pour ce sujet) comme le montrent les analyses ultérieures. Afin de déterminer la rapidité de cette mise en équilibre, je remplace, aussitôt après l'analyse précédente, l'atmosphère interne par de l'azote (cet azote est impur, il contient un peu d'oxygène, mais pas de gaz carbonique). Le renouvellement ayant été fait à 3^h45^m, je fais une prise de gaz à 5^h20^m. Elle avait la composition suivante :

CO^2	5,11
O	3,97
Az	90,91

On voit que l'arrivée du gaz carbonique est beaucoup plus rapide que celle de l'oxygène. Les analyses du lendemain et des jours suivants démontrent que l'équilibre complet existait dès le lendemain pour le gaz carbonique, et le surlendemain seulement pour l'oxygène.

	27 février 6 h. soir.	28 février 5 h. soir.	7 mars 2 h. soir.	20 mars 2 h. soir.	21 mars 11 h. matin.
CO^2	8,42	8,47	7,92	8,52	8,73
O............	8,62	10,75	10,16	9,13	8,94
Az...........	82,96	80,79	81,92	82,35	82,33
$\delta p \frac{CO^2}{O}$ =	0,69	0,77	0,74	0,73	0,74

La composition garde une assez grande constance du 28 février au 21 mars. On peut admettre que la moyenne des quatre analyses faites dans cet intervalle de temps représente la composition moyenne de l'atmosphère interne de la pomme P, à cette époque. Voici cette moyenne :

CO^2..................	8,40	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,76$
O....................	9,76	
Az..................	81,84	

Pomme n° 30. — Ce sujet a été percé d'une cavité axiale jouant le rôle de lacune artificielle. C'est l'air confiné dans cette lacune et dans les tubes de verre y attenant que j'analysais. Un manomètre permet de lire la différence de pressions avec l'air extérieur. En suivant attentivement les oscillations des niveaux marqués par ce manomètre, j'ai reconnu que cette différence de pressions est dans un état de variations continuelles. Ces variations semblaient produites par les oscillations de la température ambiante, mais étaient beaucoup plus fortes pour ce sujet que pour les autres. Il faut probablement les attribuer à ce que, dans la pomme, il existe un parenchyme extrêmement lacuneux, contenant une quantité d'air considérable. La masse d'air ainsi confinée se dilate ou se contracte selon les variations de la température, et communique les variations de pression au manomètre.

Malgré ces variations, il est facile de reconnaître chez ce sujet que la pression est ordinairement négative. Au début, le 26 mars, elle était voisine de — 20^{mm} d'eau ; à la fin, le 2 avril, elle était d'environ — 35.

Voici la composition qu'avait à cette époque l'atmosphère interne de ce sujet :

	28 mars 11 h. 35 m.	28 mars 5 h. 5 m.	31 mars 3 h. 25 m.
CO^2	1,64	1,58	0,80
O	16,02	16,04	18,39
Az	82,34	82,38	80,81
$\frac{CO^2}{O}=$	0,34	0,34	0,33

C'est une atmosphère interne beaucoup plus pure que celle du sujet précédent.

Pomme n° 31. — Un autre sujet, préparé comme le précédent, avait une dépression habituelle beaucoup moins forte, d'environ — 2 à — 3 millimètres d'eau. Cette dépression subissait aussi des variations moins grandes que pour le n° 30. Quant à l'atmosphère interne elle était beaucoup plus impure et ressemblait assez à celle de la pomme P_1, comme on le voit d'après les analyses suivantes :

	28 mars 11 h. 45 m.	28 mars 5 h. 20 m.
CO^2	7,40	8,17
O	8,11	7,37
Az	84,49	84,46
$\frac{CO^2}{O}=$	0,58	0,51

b. ***Résultats.*** — Que l'on examine soit la proportion d'un gaz particulier, soit le rapport $\frac{CO^2}{O}$, on trouve des variations si étendues qu'on ne peut rien conclure de général touchant l'atmosphère interne de la pomme *si ce n'est qu'elle contient toujours de l'oxygène.* Il n'y a une certaine constance que lorsqu'on examine un seul sujet, à diverses époques.

Je pense qu'il faut attribuer cette variabilité singulière à ce que la porosité de la pellicule de la pomme est très variable, et probablement toujours accidentelle. C'est-à-dire que cette pellicule n'est jamais traversée que par un très petit nombre d'ouvertures, purement accidentelles. J'ai cherché à faire le vide sur une portion étendue de la surface

de pommes entières, et souvent je n'ai vu se dégager de l'air qu'en deux ou trois points; ces bulles étaient parfois très fines même dans le vide. Du reste, Wiesner et Molisch considèrent la peau de la pomme comme absolument dépourvue de pores (1). Je pense cependant que dans la nature cette absence absolue est assez rare, car je n'ai jamais pu la rencontrer sur les sujets étudiés à ce point de vue. Il existait toujours des ouvertures plus ou moins fines dans la peau, et souvent ces ouvertures étaient fort grandes aux ombilics du fruit.

Si la peau de la pomme est peu ou point *poreuse*, on doit admettre qu'elle est en tous cas *perméable* aux gaz, c'est-à-dire que ceux-ci peuvent la traverser par simple dialyse à travers les membranes cellulaires intactes. Cette perméabilité a été prouvée directement par des recherches spéciales (1), et l'on doit admettre que ce serait uniquement par dialyse que se feraient les échanges sur un sujet dont la peau serait absolument intacte. Il ne s'agit ici, bien entendu, que des échanges gazeux à travers la mince pellicule externe, car, immédiatement sous cette pellicule, les méats aérifères sont très développés et c'est dans leur intérieur que les gaz dialysés sont libérés de nouveau. Ces méats communiquent du reste assez facilement avec les parties les plus profondes du fruit par d'autres méats anastomosés et très abondants, ce qui permet aux gaz de pénétrer par *effusion* jusqu'aux parties les plus profondes. Il semble même que cette répartition des gaz se produise à l'intérieur avec une grande facilité; c'est, du moins, ce que semblent indiquer les mesures suivantes :

N° 108. *Pomme.* — J'ai essayé de faire une prise directe des gaz confinés dans les méats du parenchyme de ce fruit. Le sujet choisi, depuis longtemps à l'air libre, avait beaucoup perdu de sa turgescence. En le plongeant sous l'eau et comprimant fortement les parois, on voyait sortir un filet de

(1) Wiesner et Molisch, *loc. cit.*

bulles. Le gaz ainsi dégagé avait la composition suivante :

CO^2	2,75	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,69$
O	16,86	
Az	80,39	

En pratiquant ensuite un sondage assez profond au moyen d'un tube effilé, je pus me procurer une portion du gaz venant du centre des tissus. En voici la composition :

CO^2	3,19	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,69$
O	16,23	
Az	80,58	

Si l'on admet que le gaz analysé en premier lieu provenait des tissus situés immédiatement sous la peau, tandis que le second provenait des parties profondes, on voit que la composition de l'atmosphère interne est assez uniforme à toute profondeur. Il y a *une seule composition gazeuse* pour l'atmosphère des tissus, que ces tissus soient profonds ou superficiels. L'enveloppe est la seule limite notable entre les gaz externes et les gaz internes.

3° *Poire. — Pirus domesticus.*

La poire présente une atmosphère interne très analogue à celle de la pomme et possédant comme elle, d'une manière constante, une pression interne négative. Voici la composition trouvée le 28 mars sur un sujet mis en expérience le 26 mars :

CO^2	7,94	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,55$
O	6,35	
Az	85,71	

Le manomètre à eau marquait une dépression égale à -8^{mm}.

Remarque. Je n'ai donné les résultats de ces premières recherches sur la poire et la pomme que pour donner une idée de la manière dont se font probablement les échanges gazeux chez ces fruits. Mais de nouvelles recherches sont encore nécessaires pour résoudre la question.

4° *Orange. — Citrus Aurantium.*

Les recherches que j'ai faites sur l'atmosphère interne de l'orange m'ont donné pendant longtemps des résultats fort singuliers. La composition de cette atmosphère paraissait s'altérer de plus en plus, et, finalement, l'oxygène en disparaissait presque complètement. Je n'ai eu l'explication des anomalies observées que lorsque j'eus découvert la voie principale par où se produit l'aération générale du fruit. Cette voie est la cicatrice laissée par la rupture du pédoncule. Or dans mes essais je fermais justement cette cicatrice, et c'est pourquoi l'atmosphère interne s'altérait de plus en plus.

a. *Porosité de l'orange.* — Une expérience bien simple prouve que la cicatrice est très poreuse. On plonge l'orange sous l'eau et on la presse légèrement entre les doigts. Aussitôt on voit de grosses bulles sortir par la cicatrice. Il n'en sort pas d'ailleurs, si la peau est bien intacte. Cette sortie est tellement facile que je me suis procuré de cette manière le gaz nécessaire aux analyses de l'atmosphère interne.

On peut aussi obtenir le dégagement gazeux en provoquant une dilatation thermique des gaz internes : il suffit de plonger l'orange dans de l'eau à 30 ou 35° pour voir sortir les bulles par la cicatrice. Ce fait prouve non seulement la grande porosité de cette région, mais aussi le grand volume d'air confiné dans l'orange. On peut faire sortir plus de 1 centimètre cube d'air en chauffant seulement de quelques degrés.

Cet air est contenu dans les tissus spongieux qui sont si développés sous l'écorce et dans l'axe du fruit.

L'aération de l'orange est donc très parfaite, quoique la porosité superficielle soit localisée sur une région très restreinte, la région cicatricielle. Il n'est pas rare aussi de trouver d'autres ouvertures dans la peau de l'orange. Mais c'est toujours un accident. *La peau de l'orange est normalement dépourvue de pores mettant l'atmosphère interne en*

relation avec l'extérieur. A la cicatrice cette peau manque, et laisse ainsi une région poreuse par où l'air peut pénétrer dans les tissus.

b. *Perméabilité.* — Parmi les diverses analyses de l'atmosphère interne que j'ai faites pour l'orange, je dois laisser de côté toutes celles où, la cicatrice ayant été fermée artificiellement, les échanges par cette voie ont été supprimés. Je ferai remarquer seulement que cette occlusion amène au bout de quelques jours la disparition presque complète de l'oxygène dans l'atmosphère interne, car il n'en reste guère que 0,40 p. 100 environ. Je n'ai pas observé la disparition absolument complète de ce gaz. Quant à la proportion du gaz carbonique elle est variable; si l'écorce de l'orange est desséchée par un long séjour dans l'air libre, la proportion peut atteindre 25 p. 100, et dans ce cas une pression positive très forte (+ 900^{mm} d'eau) est indiquée par le manomètre. Mais si l'orange est placée dans l'air humide le gaz carbonique disparaît presque entièrement; j'ai vu cette proportion descendre à 1,40 p. 100, et le manomètre marquait alors une dépression de — 458 millimètres d'eau. La dépression commence à se produire aussitôt que l'eau est appliquée sur le sujet.

Ces résultats montrent que l'humidité a une grande influence sur la *perméabilité* de la peau de l'orange. Quand celle-ci sèche la perméabilité est faible, quand la peau est humide la perméabilité est grande. Ces conclusions, qui concordent entièrement avec les résultats donnés par la pomme de terre, sont confirmées par les autres expériences que je citerai plus loin.

Les sujets sur lesquels j'ai expérimenté en fermant la cicatrice se sont conservés pendant un temps extrêmement long sans aucune altération.

c. *Atmosphère interne.* — L'étude de l'atmosphère interne normale doit se faire sur des oranges dont la cicatrice reste ouverte. J'ai trouvé que le plus simple pour me procurer la très petite quantité de gaz nécessaire à l'analyse était de

comprimer légèrement l'orange sous l'eau et de recueillir aussitôt les bulles dégagées dans l'éprouvette graduée à piston (1). La prise est faite de telle sorte que les grosses bulles dégagées soient très peu de temps en contact avec une quantité d'eau très faible, ce qui rend négligeables les erreurs dues aux échanges avec l'eau. En moins de 30 secondes l'air recueilli peut être passé de l'orange dans l'appareil à analyses.

J'ai fait un certain nombre d'analyses, et toutes concordent assez bien entre elles, comme le montrent les résultats comparés obtenus sur six oranges dans la journée du 8 décembre 1890.

	N° 104	N° 105	N° 106	N° 107	N° 102	N° 103
Poids =	123 gr.	92 gr.	93 gr.	93 gr.	149 gr.	114 gr.
CO^2.........	1,09	0,99	0,98	0,99	1,19	1,10
O...........	19,15	19,17	19,21	19,09	19,43	19,22
Az..........	79,75	79,84	79,80	79,92	79,38	79,68
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,64	0,59	0,60	0,56	0,85	0,68

La température du laboratoire était d'environ 9°, mais variait notablement.

Il semble résulter avec évidence de ces analyses que l'atmosphère confinée dans ces diverses oranges était de l'air pur. La composition est à peu près identique pour des oranges de même poids, mais elle est un peu plus altérée pour les oranges grosses que pour les petites. Le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ est plus petit que l'unité, au moins dans cette journée et pour ces sujets.

Influence de la température. — Cette régularité et cette constance m'ont paru des conditions favorables pour une étude de l'*influence de la température sur la composition de l'atmosphère interne.*

Parmi les sujets précédents les n°s 104, 106 et 107 ont été placés dans une étuve chauffée d'une manière constante à

(1) Voy. p. 306.

32°, tandis que les autres étaient laissées à l'obscurité sur la table du laboratoire, soumis à une température qui variait de 8 à 14°. Voici les résultats obtenus après trois jours (11 décembre):

	Laboratoire.		Étuve à 32°.		
	N° 102	N° 103	N° 107	N° 104	N° 106
CO^2	1,01	0,79	4,24	5,82	4,61
O	19,62	19,88	14,34	11,95	12,62
Az	79,37	79,33	81,41	82,24	82,77
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,83	0,83	0,65	0,65	0,56

Les sujets placés à l'étuve étaient dans l'air humide.

L'influence de la température est évidente. Elle rend l'atmosphère interne plus impure. Cet effet est dû sans doute à l'augmentation d'intensité de la respiration. D'autres analyses confirment ces résultats et montrent en outre que l'atmosphère interne garde une composition constante dans ces nouvelles conditions.

Le n° 104 plus volumineux que les deux autres sujets a aussi une atmosphère interne constamment plus impure.

On remarquera que les oranges laissées dans le laboratoire ont au 11 décembre un rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ plus grand que celui du 8 décembre. Le rapport est monté de 0,60 à 0,83. Ce changement a continué dans les jours suivants, si bien que le 13 décembre ils étaientdevenus respectivement 0,91 pour l'orange n° 102 et 1,12 pour l'orange n° 103. C'est ce qui ressort en effet des analyses faites ce jour-là :

	N° 102	N° 103
CO^2	1,41	1,48
O	19,28	19,51
Az	79,32	79,02
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,91	1,12

Ces analyses, comparées à celles du 8 décembre, démontrent que la variation est due à l'accumulation du gaz carbonique. J'attribue ce fait à la dessiccation lente de la peau

de l'orange; cette dessiccation diminue la perméabilité, et par conséquent la dialyse du gaz carbonique est entravée.

Ce résultat concorde en effet avec ceux beaucoup plus accentués, que j'avais obtenus antérieurement (voy. p. 339).

Action de la lumière. — Quant à l'orange n° 105 elle était laissée à côté des deux autres, sur la table du laboratoire, mais exposée *à la lumière*, tandis que les autres étaient maintenues à l'obscurité. J'ai ainsi reconnu une action positive de la lumière. Celle-ci paraît déterminer une altération notable de l'atmosphère interne. Ceci ressort en particulier des analyses faites le 13 décembre, l'une le matin à 10 heures et demie, l'autre le soir à 4^h,15 minutes. Entre les deux prises l'orange fut sans cesse exposée à une lumière vive.

	Matin.	Soir.
CO^2	1,65	3,19
O	19,32	16,66
Az	79,03	78,15
$\delta p \frac{CO}{O} =$	1,09	1,58

La variation observée a porté principalement sur le gaz carbonique, qui a beaucoup augmenté. Ce fait semblerait indiquer que c'est la perméabilité qui a été modifiée. Peut-être la lumière favorise-t-elle ici la transpiration de l'orange, d'où résulte un certain degré de dessiccation superficielle, ce qui diminuerait la perméabilité. En tous cas on voit d'après l'analyse du gaz pris le matin que cette dessiccation partielle de la surface ne serait que momentanée, et que la nuit ramènerait la proportion du gaz carbonique à être voisine de celle des sujets qui sont toujours à l'obscurité.

J'ai fait plusieurs analyses se rapportant à des prises de gaz faites tantôt le matin et tantôt le soir, et les résultats ne laissent aucun doute sur cette action de la lumière.

L'ensemble des résultats obtenus en étudiant l'orange nous permet de donner les conclusions suivantes :

1° L'atmosphère interne de l'orange est de l'air presque pur quand la température extérieure n'est pas élevée; elle contient alors plus de 19 p. 100 d'oxygène.

2° Quand la température s'élève, l'atmosphère interne de l'orange diffère davantage de l'air extérieur, et la proportion d'oxygène peut s'abaisser à 12 p. 100.

3° L'atmosphère interne d'une orange volumineuse est un peu moins pure que celle d'une orange plus petite, mais les différences sont faibles.

4° La lumière a une influence manifeste sur la composition de l'atmosphère interne, en produisant une altération notable de celle-ci pendant le jour. Pendant la nuit l'atmosphère interne redevient normale.

5° L'atmosphère interne d'une orange laissée à l'air libre et à l'obscurité subit une modification lente qui se manifeste par l'augmentation de la proportion du gaz carbonique. Ce changement paraît dû à une dessiccation lente de la surface, ce qui diminue la *perméabilité*.

6° La *porosité* est nulle pour la presque totalité de la surface du fruit, mais elle est très grande dans la région cicatricielle.

7° C'est par la cicatrice que se font les échanges gazeux respiratoires, surtout pour l'oxygène; quand la cicatrice est fermée artificiellement l'oxygène disparaît presque totalement de l'atmosphère interne.

Tous ces résultats concordent assez bien entre eux et confirment par leurs traits généraux ce que nous avaient enseigné les recherches faites sur les organes tuberculeux. Le mécanisme des échanges gazeux de ces fruits est donc soumis aux mêmes lois relativement à la porosité et à la perméabilité de la membrane d'enveloppe.

Les quelques essais de mesures faits sur le *citron* permettent de penser que ce fruit se comporte absolument comme l'orange au point de vue du mécanisme des échanges gazeux.

5° *Fruits des Cucurbitacées.*

a. *Atmosphère interne.* — J'ai publié ailleurs le résultat de mes recherches sur l'atmosphère interne du fruit des Cu-

curbitacées (1), et j'ai montré que cette atmosphère interne est, au moins chez les sujets étudiés, de l'air assez pur. J'ai démontré aussi que la surface de ces fruits est très poreuse, grâce à l'existence de stomates ou de lenticelles, et que c'est à cette grande porosité qu'il faut attribuer la pureté relative de l'atmosphère interne.

Parmi les sujets étudiés il en est quelques-uns qui ont servi à faire d'autres expériences que je dois rapporter ici parce qu'elles nous éclairent sur le mécanisme des échanges gazeux à travers des enveloppes vivantes très poreuses. Les mesures faites m'avaient démontré que la *porosité totale* des fruits de deux variétés de coloquinte était la suivante :

N° 70. Coloquinte (variété dite C. forme poire, verte rayée).	32^{cc},0
N° 71. Coloquinte (forme orange)........................	20 ,4
N° 72. Coloquinte (forme orange)........................	26 ,4

Ces chiffres expriment le volume d'air filtrant à travers la surface totale du fruit sous une différence de pressions de 1 centimètre d'eau agissant pendant une heure.

Chacun de ces sujets fut creusé d'une cavité cylindrique arrivant jusque vers le centre, et un tube de verre muni d'un manomètre à eau y fut introduit et mastiqué à la gélatine phéniquée. Puis l'atmosphère des tubes fut confinée. Le 30 septembre elle avait la composition suivante pour les coloquintes forme orange :

	N° 71 $\delta p = +3^{mm}$	N° 72 $\delta p = +3^{mm}$
CO^2	2,61	2,45
O	18,58	18,67
Az	78,81	78,88
$\delta p \dfrac{CO^2}{O} =$	1,16	1,13

Le manomètre marquait, pour chacun d'eux, une différence de niveaux de $+ 3^{mm}$ d'eau, ce qui montre qu'un excès positif de pression régnait à l'intérieur. Le calcul permet de reconnaître que cet excès, qui se maintenait à peu près

(1) Voy. Devaux, *Porosité du fruit des Cucurbitacées* (*Revue générale de botanique*, t. III, 1891, p. 49, avec fig. dans le texte).

constant, entraînait vers l'extérieur des volumes gazeux considérables, à travers les pores. En une heure il sortait probablement les volumes suivants :

N° 71	6cc,0
N° 72	7 ,8

Ces chiffres sont peut-être trop forts, car il n'est pas absolument certain que les volumes filtrés restent proportionnels aux différences de pressions quand ces différences deviennent très petites. Mais l'existence du courant en lui-même n'est pas douteuse, car elle se manifeste par un autre effet : l'azote a été entraîné d'une manière passive, et sa proportion dans l'atmosphère interne est moindre que dans l'air libre.

Cette *compression* de l'atmosphère interne est due sans doute à ce que le gaz carbonique sort moins vite que l'oxygène ne rentre, ce qui montrerait que les échanges se font à travers les stomates du sujet, c'est-à-dire par *effusion*.

b. *Expériences*. — Un mois après les mesures précédentes, le 31 octobre, le manomètre marquait toujours une pression positive (+ 2mm). L'atmosphère interne avait la composition suivante pour le sujet n° 71 :

CO^2	3,50	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 1,03$
O	17,38	
Az	79,12	

La composition était donc peu changée, et l'on pouvait la regarder comme constante. Le lendemain de cette analyse, c'est-à-dire le 1er novembre, le sujet est couvert d'un papier mouillé. Aussitôt le manomètre qui marquait + 2mm marque + 3, puis baisse et indique au bout de dix minutes une dépression égale à — 14. A ce moment-là je dus quitter le laboratoire, mais la surface fut maintenue mouillée en faisant plonger latéralement le papier Joseph dans de l'eau.

Le 3 novembre, à 6 heures et demie du soir, le manomètre marquait 0, comme différences de pressions. Une prise de gaz, faite à cette même heure, avait la composition suivante :

CO^2	13,16	
O	3,33	$\delta p \frac{CO^2}{O} = 0,76$
Az	83,50	

L'atmosphère interne est complètement altérée dans sa composition. Il paraît probable que l'eau appliquée sur le sujet a bouché les pores et supprimé la rentrée de l'oxygène ainsi que la sortie du gaz carbonique. Toutefois le gaz carbonique a moins augmenté que l'oxygène n'a diminué.

Aussitôt après l'analyse précédente j'enlève le papier humide et j'essuie la surface du fruit. Immédiatement le manomètre indique une compression de l'air interne. En trois minutes elle atteint son maximum + 16^{mm} et ensuite baisse très lentement; au bout de 15 minutes elle était + 14^{mm} et encore + 9^{mm} une demi-heure plus tard. Le lendemain matin elle était de + 1^{mm}.

J'ai pensé qu'il fallait attribuer ces effets curieux aux différences de vitesses de diffusion des gaz à travers les ouvertures des pores; cette diffusion s'établissait aussitôt après la réouverture de ceux-ci. L'oxygène extérieur est en effet sollicité à rentrer par une différence de pressions (— 17,47) plus grande que celle (+ 13,13) qui sollicite le gaz carbonique à sortir; en outre, la vitesse de diffusion du premier est plus grande que celle du second. Il y a donc deux actions qui s'ajoutent pour favoriser plutôt les rentrées que les sorties.

Si cette interprétation est fondée on devait trouver le lendemain :

1° Que l'atmosphère interne a gagné plus d'oxygène qu'elle n'a perdu de gaz carbonique;

2° Qu'en établissant une variation artificielle de la pression, en déplaçant la branche libre du manomètre, le rétablissement du niveau permanent tend à se produire beaucoup plus vite que dans l'expérience actuelle ;

3° Qu'en remplaçant artificiellement l'atmosphère interne par du gaz carbonique on obtient une compression, et que l'inverse se produit si l'on y envoie de l'azote ou de l'hydrogène.

Voyons comment l'expérience a répondu à ces prévisions :

1° Le lendemain, 4 novembre, une prise de gaz est faite à 2 heures du soir. Le manomètre marquait $+1^{mm}$.

Voici la composition de ce mélange et les différences avec la composition trouvée la veille :

CO^2...........	3,68	CO^2 sorti = 9,48 p. 100.
O	17,00	O rentré = 13,67 —
Az...........	79,82	
$\delta p \frac{CO^2}{O}$	= 0,97	

Le premier point est donc vérifié.

2° A 2 h. 11 minutes, la branche libre du manomètre est relevée de manière à établir un excès de pression de 16^{mm}, le même que celui qui existait hier au début.

Voici les niveaux observés de minute en minute :

2 h. 11 m..................	$+16^{mm}$
2 h. 12 m..................	$+6^{mm}$
2 h. 13 m..................	$+3^{mm},5$
2 h. 16 m..................	$+2^{mm}$

Nouveau déplacement à 2 h. 31 minutes :

2 h. 32 m..................	$+14^{mm}$
2 h. 43 m..................	$+6^{mm}$
2 h. 34 m..................	$+3^{mm}$

Nouveau déplacement en sens contraire à 2 h. 34 minutes :

2 h. 34 m..................	-16^{mm}
2 h. 35 m..................	$-4^{mm},5$
2 h. 36 m..................	-1^{mm}
2 h. 37 m..................	0
2 h. 41 m..................	$+1^{mm}$

Le deuxième point est établi : également une simple différence momentanée de pressions ne peut expliquer le phénomène observé le 3 novembre ; car, dans ce phénomène, le manomètre avait mis une demi-heure pour s'abaisser de + 16 à $+9^{mm}$, tandis que par une différence artificielle de pressions

il met seulement une minute pour baisser de + 16 à + 6^{mm}.

3° La branche libre du tube en T attenant au sujet est reliée par un tube de caoutchouc à un appareil donnant du gaz carbonique sous une pression de + 150^{mm} d'eau. De 3 h. 45 minutes à 3 h. 55 minutes, du gaz carbonique est ainsi envoyé à l'intérieur du sujet. A 3 h. 55 minutes le robinet est fermé. Aussitôt le niveau baisse rapidement dans le manomètre, arrive à + 2 et presque aussitôt se met à remonter et arrive, en trois minutes, à + 15^{mm}; à 3 heures il est à + 17^{mm}.

De 3 heures à 3 h. 13 minutes, le courant de gaz comprimé est envoyé encore ; à 3 h. 13 minutes il est arrêté, le niveau est ramené brusquement à 0 et l'appareil est clos. Voici les niveaux observés :

3 h. 13 m....................	0
3 h. 14 m....................	+26^{mm}
3 h. 15 m....................	+40^{mm}
3 h. 16 m....................	+42^{mm}
3 h. 17 m....................	+43^{mm}
3 h. 18 m....................	+42^{mm}
3 h. 23 m....................	+39^{mm}
3 h. 28 m....................	+32^{mm}
3 h. 49 m....................	+29^{mm},5

Le troisième point est également établi d'une manière complète.

La compression apparue dans l'expérience du 3 novembre *était bien due au conflit des diffusions de l'oxygène et du gaz carbonique*. Ce dernier sort moins vite par effusion que l'oxygène ne rentre et c'est pourquoi il y a compression. Mais qu'arrivera-t-il si l'on supprime entièrement les rentrées d'oxygène sans supprimer les sorties de gaz carbonique? Évidemment il se produira une dépression. On réalise ces conditions en plaçant simplement le sujet dans l'eau, ce que j'ai fait ce même jour, à 3^{h},41 minutes. Le manomètre marquait alors + 29 millimètres. Le niveau descendit brusquement et au bout de 3 minutes il était à — 50 millimètres ; à la fin de la quatrième minute il marquait — 68 millimètres. Le

sujet est retiré de l'eau pendant deux minutes; la chute manométrique s'arrête, et, tandis que l'eau se retire de la surface cireuse du fruit, le niveau remonte et redevient 0. Je replace le fruit dans l'eau :

3 h. 49 m..................	— 90mm
3 h. 50 m..................	— 106mm
3 h. 51 m..................	— 121mm

Je le retire, je l'essuie : la surface est sèche à 3h,52 minutes, et le niveau change très rapidement, à 3h,54 minutes il est redevenu 0, puis la compression reparaît :

3 h. 54 m..................	0
3 h. 55 m..................	+ 20mm
3 h. 56 m..................	+ 25mm
3 h. 57 m..................	+ 27mm
4 h. 00 m..................	+ 25mm
4 h. 47 m..................	+ 11mm

Le lendemain à 9 heures le manomètre marquait + 1, niveau normal.

Il est à remarquer que le manomètre, qui marquait + 29 à 3h,41 minutes, est remonté à + 27 à 3h,57 minutes, lorsque le sujet fut replacé dans l'air. Ce niveau est à peu près celui qu'il aurait atteint si aucune expérience d'immersion n'avait eu lieu de 3h,41 à 3h,57 minutes.

Ces divers résultats prévus à l'avance et réalisés par l'expérience montrent que ces échanges gazeux se produisent bien à travers les stomates de la coloquinte, par effusion, et que le gaz carbonique se diffuse moins vite que l'oxygène et l'azote, conformément aux lois de l'effusion.

On peut varier beaucoup ce genre d'expériences. Le gaz carbonique peut être placé à l'extérieur du sujet; dans ce cas le manomètre indique une dépression. Mais aussitôt qu'on supprime l'atmosphère de gaz carbonique la différence des niveaux dans le manomètre devient rapidement positive et plus grande en valeur absolue que la précédente.

On peut aussi placer le sujet dans le gaz d'éclairage; dans ce cas le manomètre indique une compression, car les gaz

externes se diffusent plus vite que les gaz internes. La compression devient une dépression lorsque le fruit est replacé dans l'air.

La coloquinte forme orange est un sujet très sensible à ces diverses actions. Il suffit de diriger un jet de gaz d'éclairage à sa surface pour faire monter le niveau manométrique d'une manière très nette.

Ces phénomènes se produisent encore sur des sujets morts depuis longtemps et desséchés à l'air libre, parce que la constitution générale est conservée intacte, particulièrement la porosité.

c. *Différence entre la porosité externe et la porosité interne.* — La coloquinte m'a permis de réaliser récemment une autre expérience qui permet d'apprécier la différence très grande qui existe entre la porosité des tissus internes et la porosité de l'enveloppe corticale. Je ne l'ai faite jusqu'à présent que sur des fruits desséchés, faute de sujets vivants.

On peut facilement comprimer de l'air à l'intérieur du sujet, par l'insufflation directe. On maintient cette compression pendant une minute environ, puis on la supprime en établissant la communication libre avec l'air. Le niveau manométrique devient 0. On ferme aussitôt, et l'on voit les niveaux changer très vite et indiquer au bout de quelques secondes une forte compression. Cette compression ne disparaît ensuite qu'assez lentement, c'est-à-dire que le niveau 0 met plusieurs minutes à se rétablir.

Au lieu d'une compression interne l'on peut établir une dépression interne. Le phénomène change de sens, mais reste identique.

On s'explique facilement ces faits en considérant la constitution du fruit de la coloquinte. Sous une écorce dure et relativement peu poreuse, il renferme un tissu très léger extrêmement poreux. Quand on comprime de l'air à l'intérieur pendant une minute environ, cet air pénètre tout ce tissu interne et y garde un excès de pression. Si l'on ouvre puis que l'on ferme rapidement, on permet bien la sortie du

gaz contenu dans les tubes de verre et dans la grande cavité interne, et c'est pourquoi le niveau devient 0. Mais les gaz confinés dans les mailles étroites du tissu spongieux n'ont pas pu s'échapper aussi vite, il leur faut plus de temps pour filtrer. Le manomètre remonte alors aussitôt parce que l'air qui était comprimé dans les tissus spongieux se détend peu à peu dans l'atmosphère confinée des tubes.

En un mot, c'est parce que la porosité des tissus internes n'est pas infinie, et parce que leur capacité est très grande, que nous avons obtenu l'effet signalé plus haut.

On pourrait en déduire un moyen de mesurer la porosité interne, et de comparer celle-ci à la porosité externe, mais il nous suffit de savoir que la première est beaucoup plus grande que la seconde. Nous pouvons en conclure que *l'atmosphère interne des tissus de la coloquinte a très probablement une composition uniforme, à l'intérieur de l'enveloppe externe, à quelque profondeur que ces tissus soient situés*. Nous avions établi une semblable conclusion pour la pomme, en nous fondant sur des données analytiques (p. 376).

d. *Conclusions*. — Les résultats essentiels de cette série d'expériences sont les suivants :

1° Les échanges gazeux de la coloquinte se produisent principalement à travers les stomates qui criblent la surface de ce fruit.

2° Le gaz carbonique se diffuse moins vite que l'oxygène, ce qui est bien conforme à la loi de la racine carrée des densités.

3° Du conflit des diffusions résultent des différences de pressions qui sont positives quand le sujet est placé dans l'air.

4° Ces différences de pressions déterminent un courant de masses gazeuses à travers les ouvertures, ce qui modifie encore les échanges.

CHAMPIGNONS.

6° *Champignon de couche. — Psalliota campestris.*

L'appareil reproducteur des champignons supérieurs, surtout celui des Hyménomycètes, présente souvent un déve-

loppement considérable de pseudo-tissus. Au point de vue physiologique, ce sont de véritables tissus massifs, et j'ai pensé devoir étudier l'air qui y est confiné. Je n'ai fait que quelques recherches se rapportant au Champignon de couche (*Psalliota campestris*).

Les expériences ont été faites en creusant une cavité dans l'axe du pied de jeunes sujets dont le chapeau n'était pas encore épanoui. J'ai pu m'assurer tout d'abord que la masse totale des tissus est poreuse à l'intérieur, mais que l'extérieur est peu poreux. Il suffit pour cela de plonger le champignon sous l'eau et de souffler par le tube de verre qui est mastiqué dans le pied. On voit alors quelques bulles sortir ordinairement par deux ou trois points du chapeau et du pied. Ces lieux de sortie occupant une position quelconque, on est en droit de conclure que l'air insufflé pénètre partout à l'intérieur du pseudo-tissu par des communications très faciles. Mais vers l'extérieur, les communications sont beaucoup moins faciles, au moins avant l'épanouissement. Lorsqu'au contraire celui-ci se produit, il s'établit de larges communications des tissus internes avec l'extérieur.

L'atmosphère interne est de l'air assez pur, mais sa composition varie avec le temps, surtout au moment de l'épanouissement. C'est ce qui eut lieu par exemple sur le sujet suivant, mis en expérience le 6 mars à 10 heures du matin :

	6 mars 2 h. 20 m.	6 mars 6 h. 30 m.	8 mars 11 h.	8 mars 5 h.
CO^2	2,79	2,26	3,22	3,34
O.................	15,64	16,94	17,04	17,75
Az................	81,57	80,80	79,74	78,91
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,54	0,59	0,86	1,09

L'épanouissement tend à se produire le 9 mars et est complet le 10. L'analyse le montre aussitôt :

	9 mars, 5 h. m	10 mars, 11 h.	10 mars, 6 h.
CO^2.............	1,52	1,95	0,99
O..............	18,92	18,45	20,02
Az..............	70,56	79,60	78,99
$\delta p \frac{CO^2}{O} =$	0,81	0,83	1,27

Un autre sujet m'a donné des résultats analogues.

Résultats. — On peut conclure de ces analyses que l'atmosphère confinée à l'intérieur du champignon de couche est assez voisine de l'air pur mais en diffère cependant. La proportion d'oxygène peut descendre au-dessous de 16 p. 100. Le rapport $\delta p \frac{CO^2}{O}$ subit un accroissement continu. Pour le sujet considéré ici il est passé en quatre jours de 0,54 à 1,27. Cet effet paraît dû essentiellement à la dessiccation. Il est tout à fait analogue à celui que nous avaient présenté la plupart des plantes étudiées auparavant, et doit correspondre aussi à une diminution de la perméabilité superficielle.

CHAPITRE V

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

L'étude que nous venons de faire en passant en revue les tissus massifs des organes tuberculeux analogues à la pomme de terre, nous a montré, dans tous les cas où l'observation a pu être faite, que les échanges gazeux se produisent partout suivant les mêmes lois. Cette étude a porté sur des racines et des tiges tuberculeuses (carotte, topinambour, navet, betterave, chou-rave, radis noir, raifort, céleri-rave, panais) ; sur un bulbe (oignon) ; sur des fruits (pomme, poire, citron, fruits de Cucurbitacées) et sur l'appareil reproducteur massif d'un Champignon (*Psalliota campestris*). Elle nous permet d'énoncer les conclusions suivantes, qui semblent générales :

Atmosphère interne.

1° L'atmosphère interne de tous les tissus massifs étudiés contient de l'oxygène en proportion notable ; dans certains cas, cette proportion est voisine de celle qui existe dans l'air pur.

2° La proportion de gaz carbonique est en général faible,

et souvent moindre que ne semblerait le faire prévoir la proportion d'oxygène.

3° La proportion d'azote est souvent différente de celle qui existe dans l'air libre. Parfois elle est plus faible, souvent elle est plus forte.

4° La pression totale de l'atmosphère interne diffère presque toujours de la pression de l'air extérieur. La différence est quelquefois positive, plus souvent négative, toujours en sens inverse de la proportion d'azote.

5° On peut considérer les tubercules, les fruits charnus et la plupart des organes massifs comme formés d'une masse très poreuse entourée d'une enveloppe mince et poreuse quoiqu'à un moindre degré. Parfois cette enveloppe est dépourvue de pores normaux (pomme, orange).

Mécanisme des échanges gazeux.

6° C'est probablement à l'état libre et par la voie des méats que les gaz qui ont traversé l'enveloppe pénètrent jusqu'aux tissus les plus profonds.

7° C'est à la fois à l'état libre et à l'état dissous que les gaz peuvent traverser l'enveloppe externe des tissus massifs, soit pour entrer soit pour sortir.

8° Les échanges qui se produisent à la surface dépendent donc à la fois de la perméabilité et de la porosité de la membrane péridermique.

9° L'oxygène tend à rentrer surtout par les pores, le gaz carbonique tend à sortir surtout à travers la membrane. Il existe donc une véritable circulation de ces gaz, mais cette circulation est seulement partielle dans la plupart des cas.

10° L'humidité agit d'une manière variable sur la composition de l'atmosphère interne, parce que tantôt elle ne fait qu'augmenter la perméabilité, tantôt elle diminue aussi la porosité. Dans le premier cas l'atmosphère se purifie, surtout en perdant du gaz carbonique. Dans le second elle devient moins pure, surtout en perdant de l'oxygène.

11° La dessiccation, lente ou rapide, diminue la perméabilité et provoque une accumulation de plus en plus grande du gaz carbonique.

12° C'est à ces variations du rapport des proportions d'oxygène et de gaz carbonique dans l'atmosphère interne qu'il faut attribuer les valeurs diverses de la pression totale dans l'atmosphère interne.

13° Selon que la pression totale est plus forte ou moins forte dans l'atmosphère interne que dans l'air extérieur, il se produit à travers les pores superficiels un courant sortant ou rentrant. Ce courant gazeux purement mécanique peut être regardé comme une troisième espèce d'échanges.

14° L'azote est passivement entraîné par ce courant gazeux et c'est pourquoi on le trouve en excès ou en défaut dans l'atmosphère interne par rapport à l'air extérieur.

15° Comme ce gaz acquiert ainsi une différence constante de pression avec l'extérieur, malgré le balayage incessant qui l'entraîne, on doit admettre qu'un courant de sens contraire se produit ailleurs par diffusion. Une circulation constante de l'azote existerait donc chez les plantes aériennes, mais cette circulation serait purement passive.

16° La température augmente ou diminue l'intensité de la respiration, et c'est ainsi qu'elle modifie la composition de l'atmosphère interne.

17° La lumière agit aussi, tantôt en déterminant une assimilation chlorophyllienne quand la matière verte existe, tantôt en agissant sur la perméabilité des membranes par soustraction d'eau.

On peut résumer le *mécanisme des échanges* dans la conclusion suivante :

Les échanges gazeux de tous les organes massifs étudiés se produisent de trois manières différentes, qui coexistent ordinairement, mais qui agissent avec une intensité variable, et qui additionnent leurs effets : ce sont l'effusion, la dialyse et le courant gazeux purement mécanique.

Effusion. — Diffusion des gaz libres à travers les pores

de l'enveloppe, sous l'influence des différences de pression propres à chaque gaz.

Dialyse. — Diffusion des gaz dissous à travers les membranes d'enveloppe, sous la même influence.

Courant gazeux. — Déplacement général de la masse totale des gaz mélangés, à travers les pores de l'enveloppe, sous l'influence de la différence de pression totale qui existe entre l'intérieur et l'extérieur.

Ces résultats sont, je pense, susceptibles de nous éclairer sur le mécanisme des échanges gazeux de tous les organes végétaux aériens.

Ces recherches ont été faites au laboratoire d'organographie et de physiologie végétale du Muséum d'histoire naturelle sous la bienveillante direction de M. le professeur Van Tieghem. Je prie M. Van Tieghem de vouloir agréer mes vifs remerciements.

TABLE DES ARTICLES

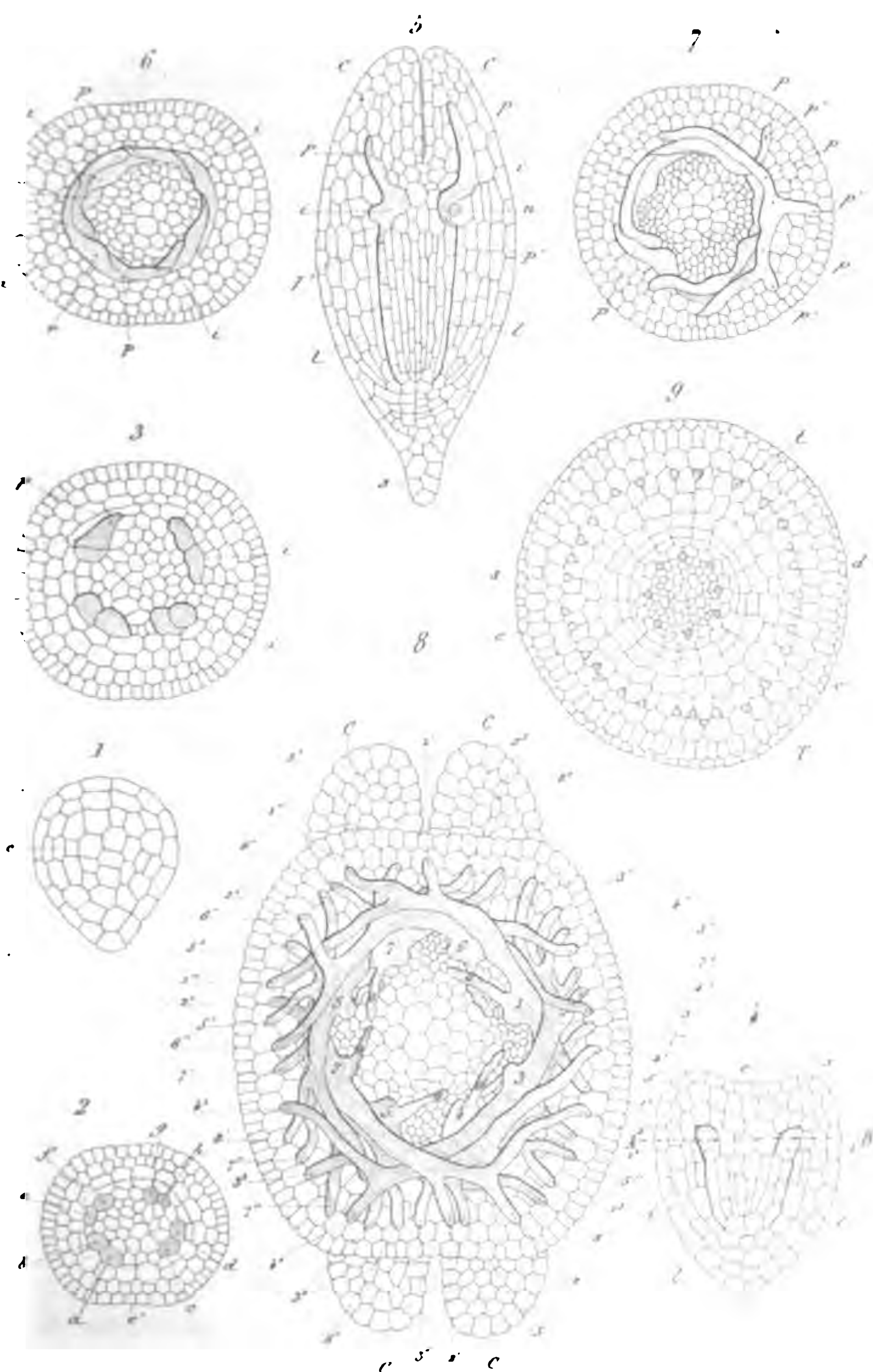
CONTENUS DANS CE VOLUME

TABLE DES MATIÈRES

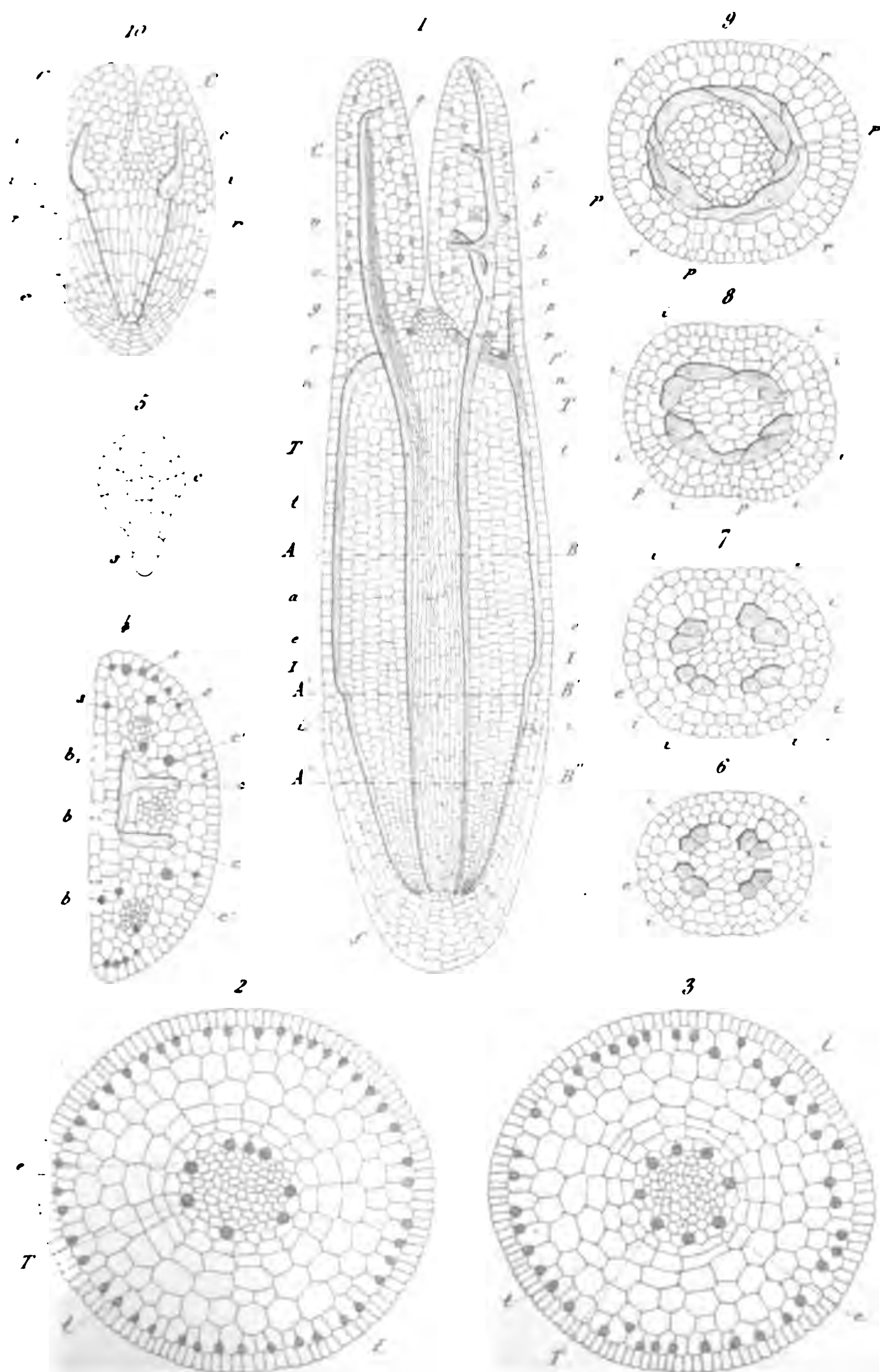
PAR NOMS D'AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

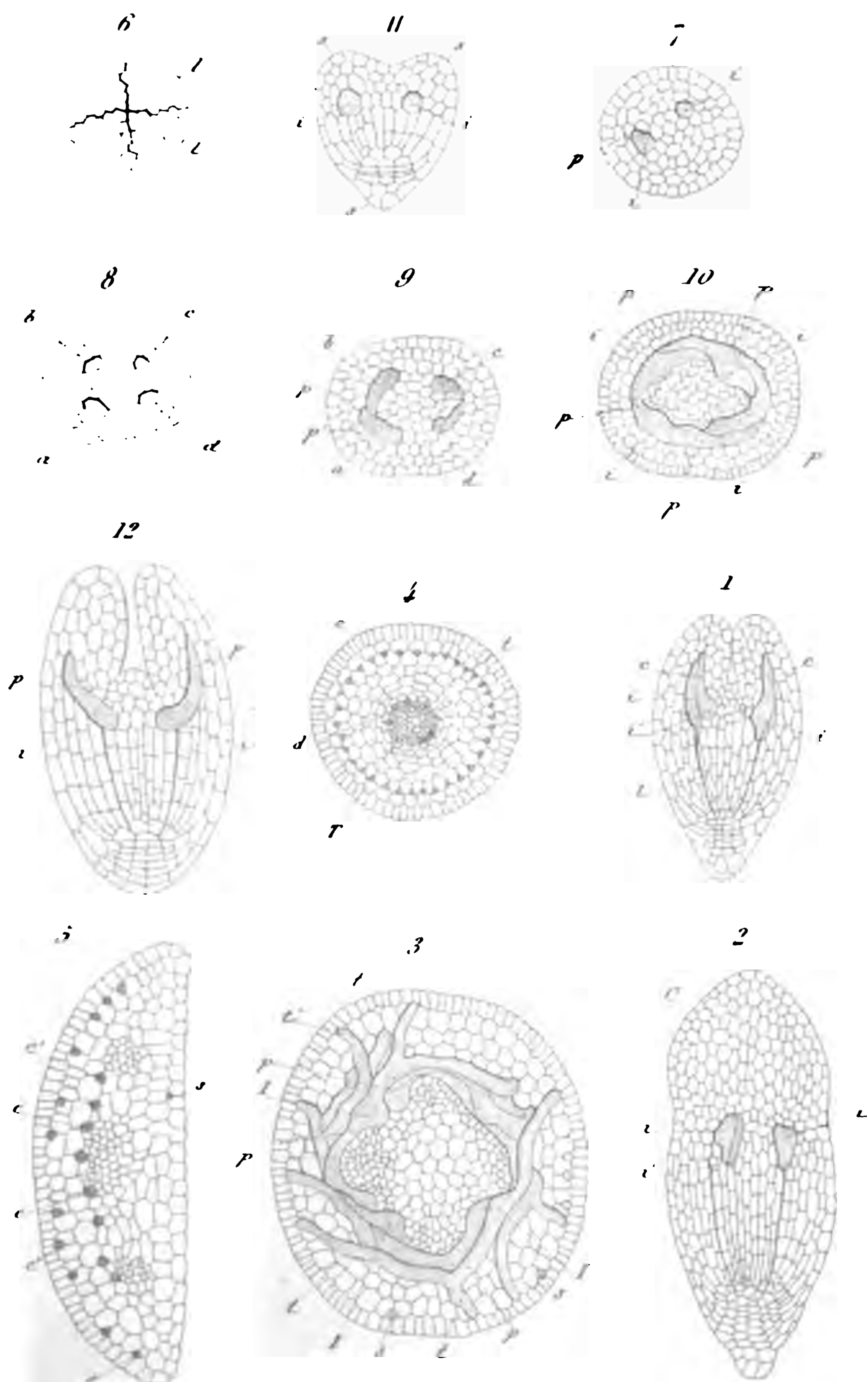
ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME



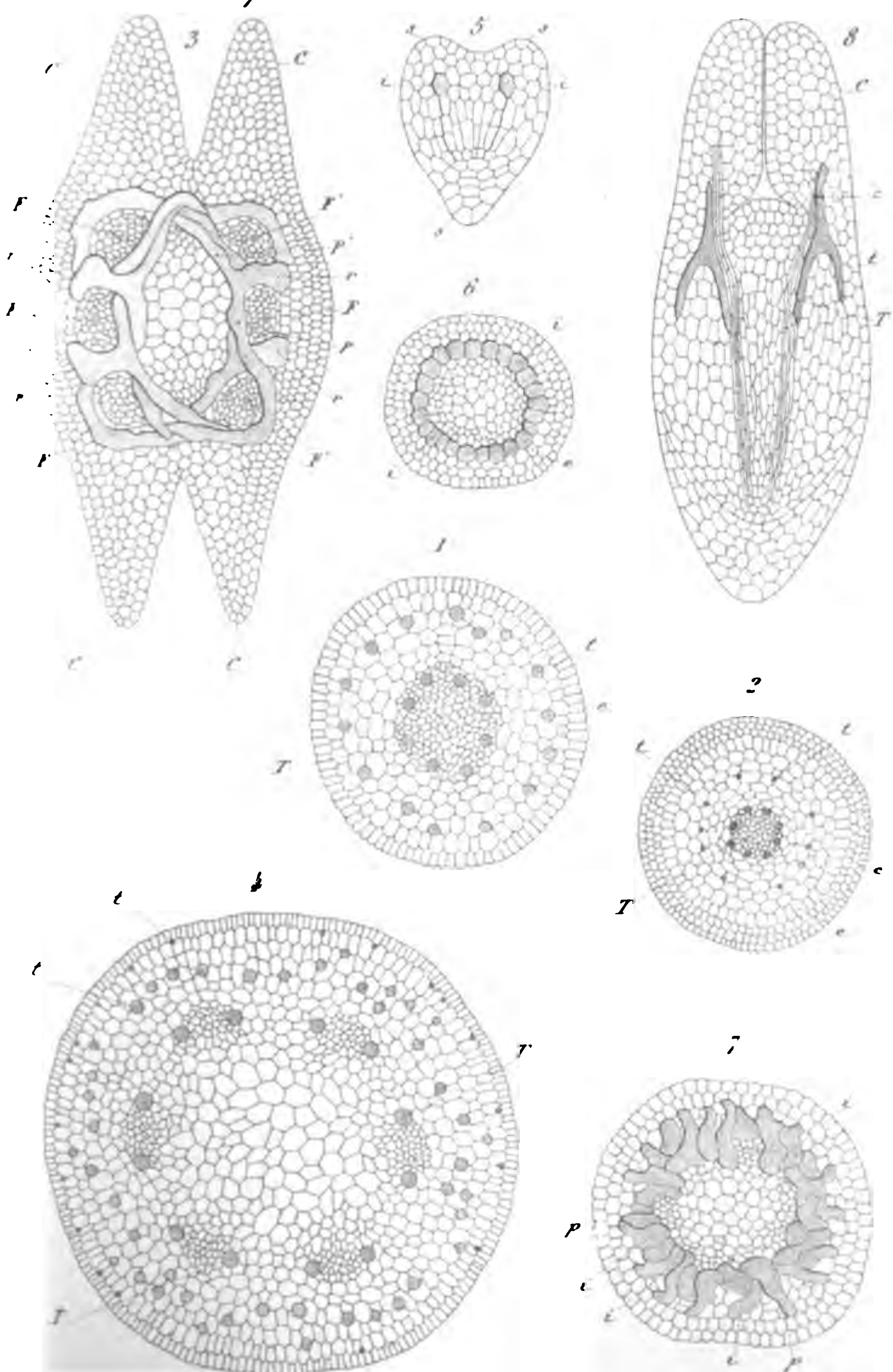
Euphorbia exigua.



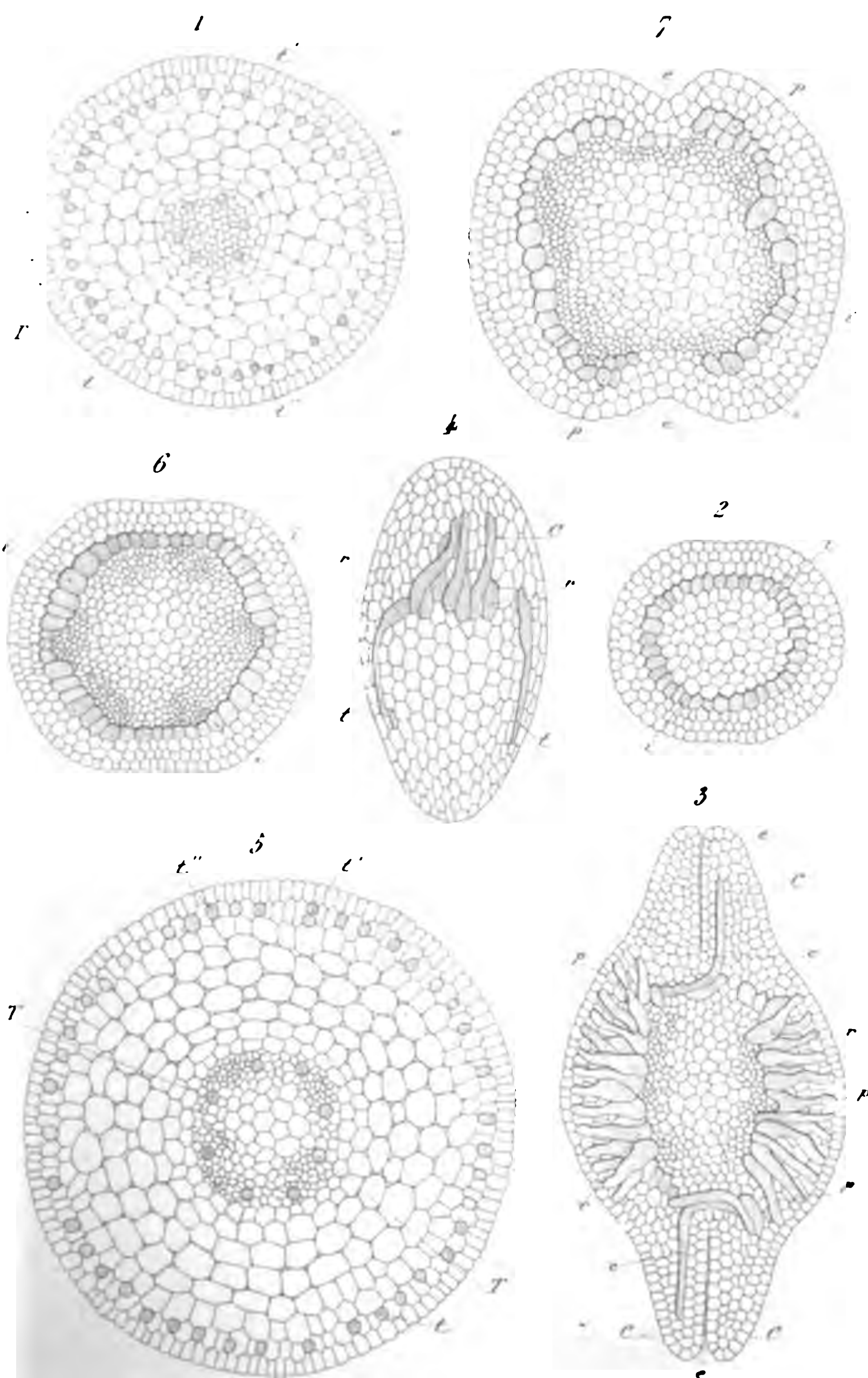
Euphorbia exigua (1-4). Euphorbia Peplus (5-10).



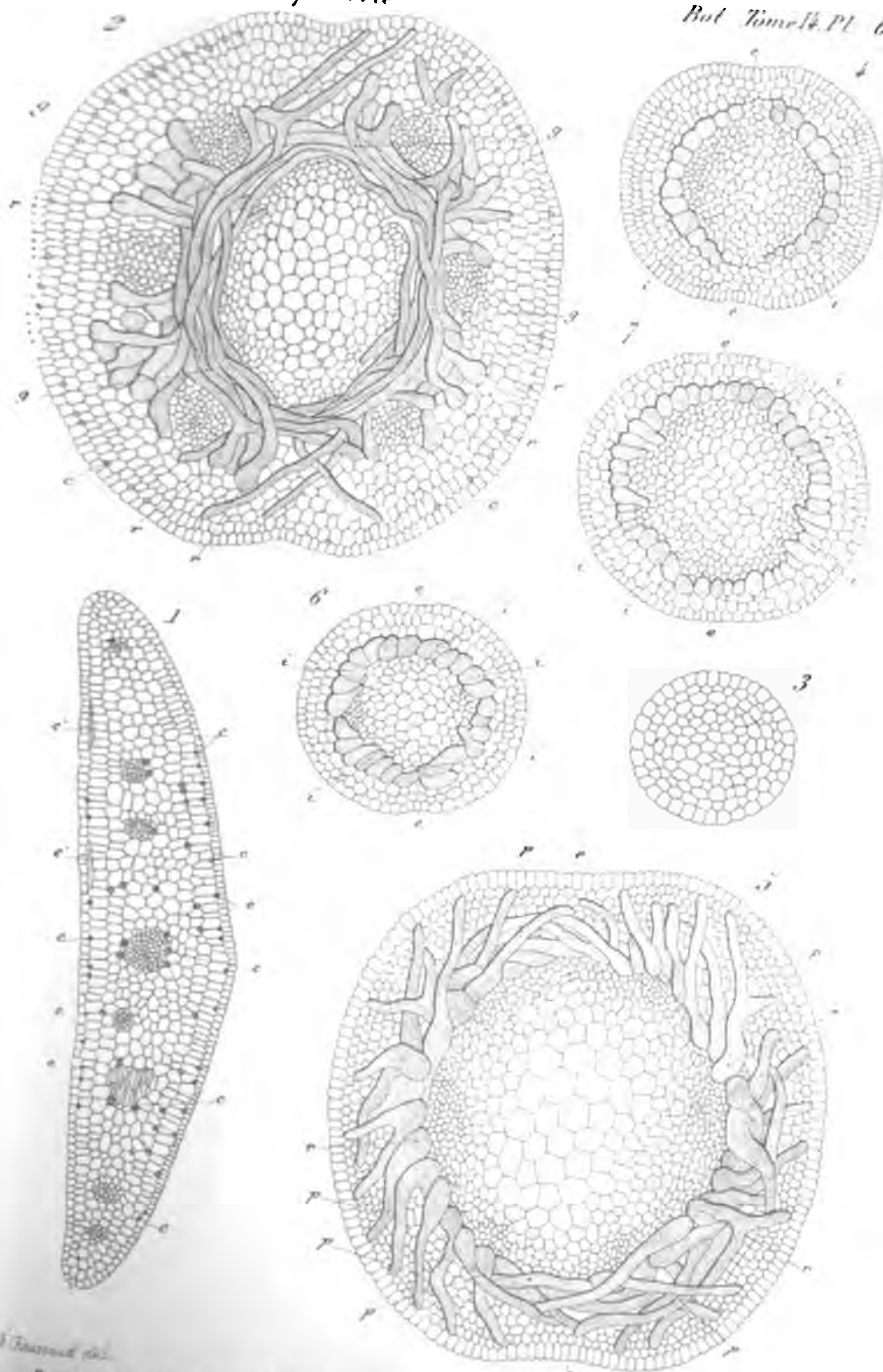
Euphorbia Peplus (1–5) Euph Engelmanni (6 12)



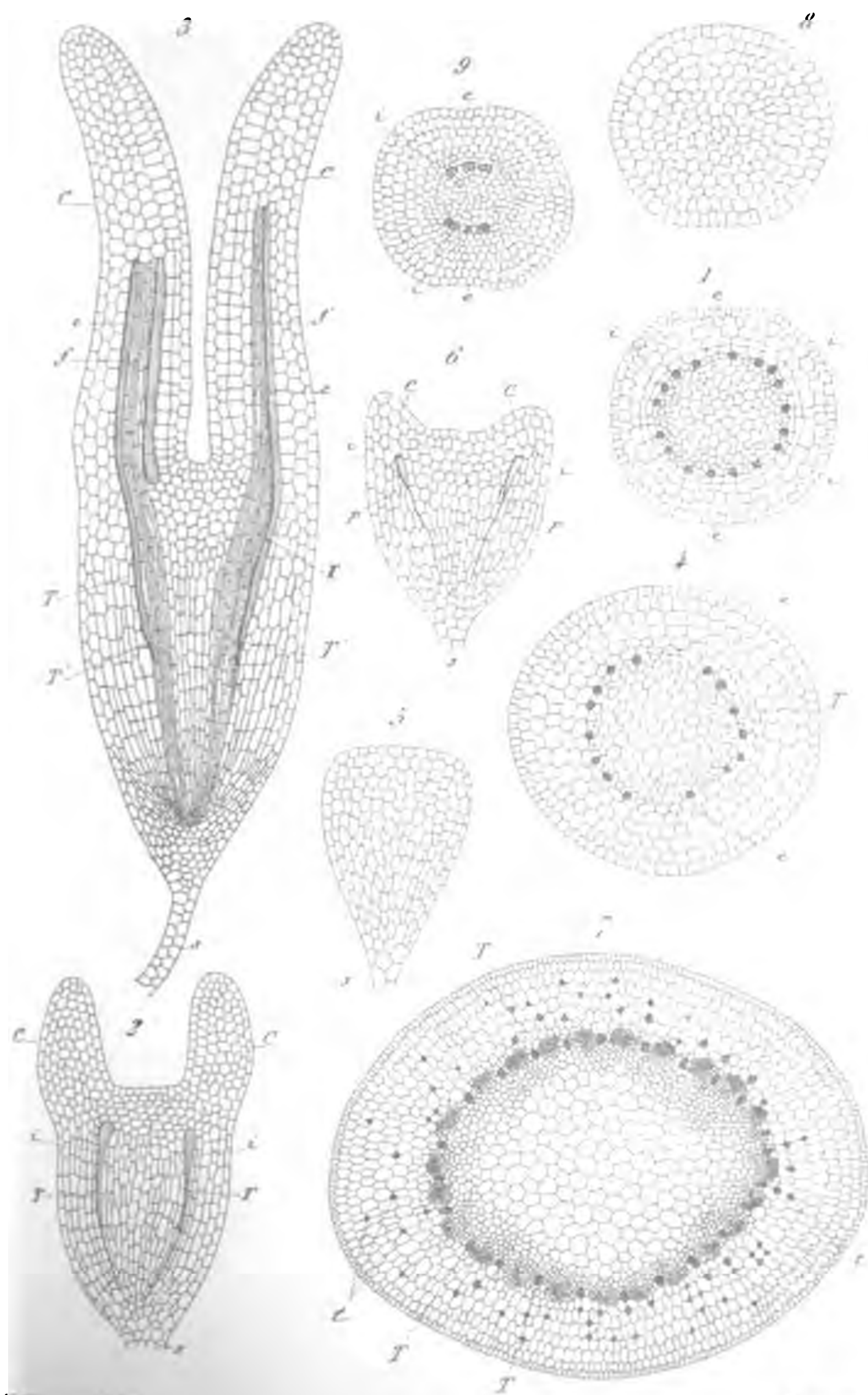
Euphorbia Engelmanni (1-2). Euph. heterophylla (3-4). Euph. falcata (5-8).



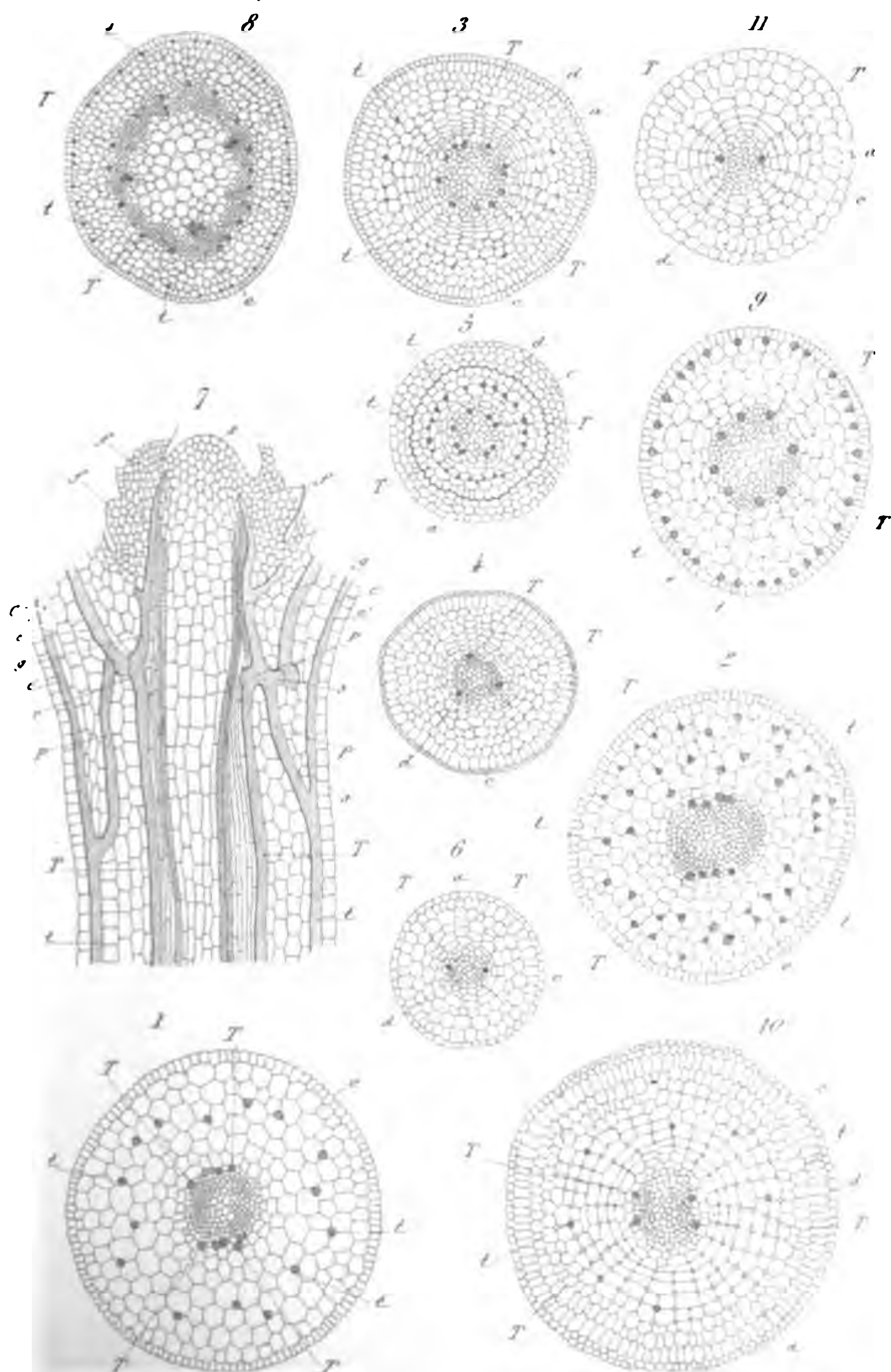
r. ...horbia falcata (1). Euph. helioscopia (2-5).



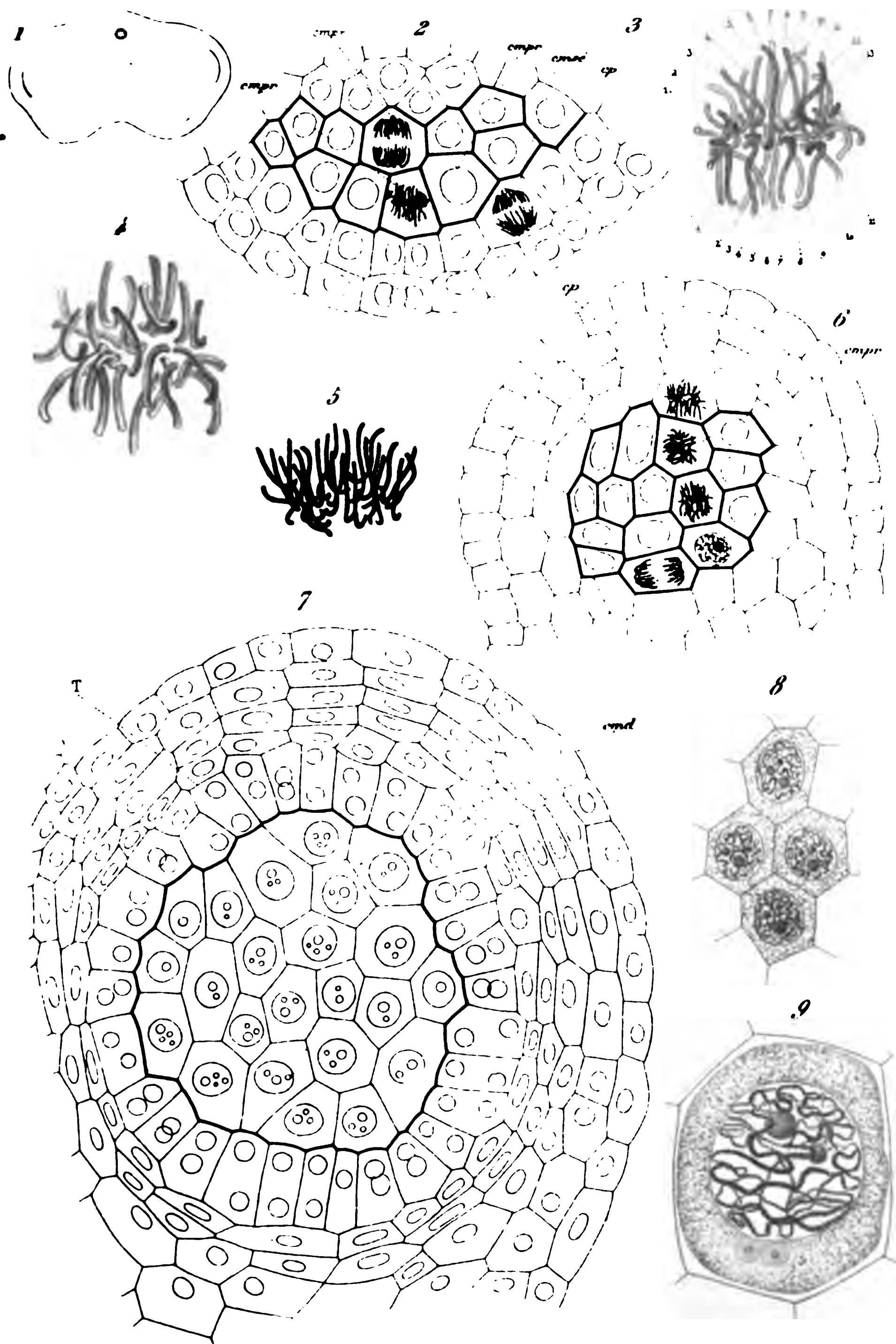
Euphorbia Lathyris (1-2). Euph. myrsinites (3-5). Euph. spongiosa (6).
Euph. ...



Asclepias Cornuti (1-4). Vincetoxicum officinale (5-6).

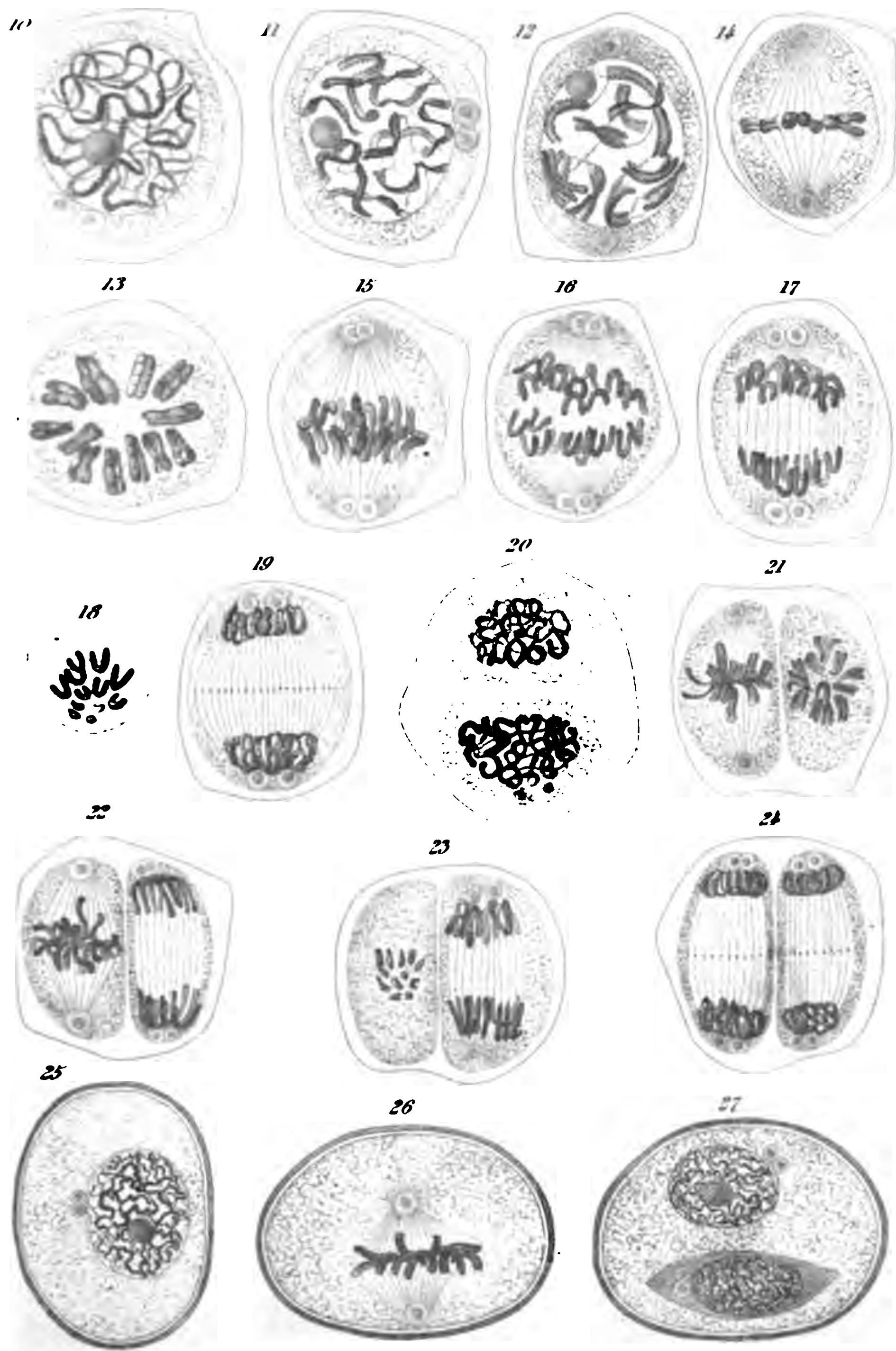


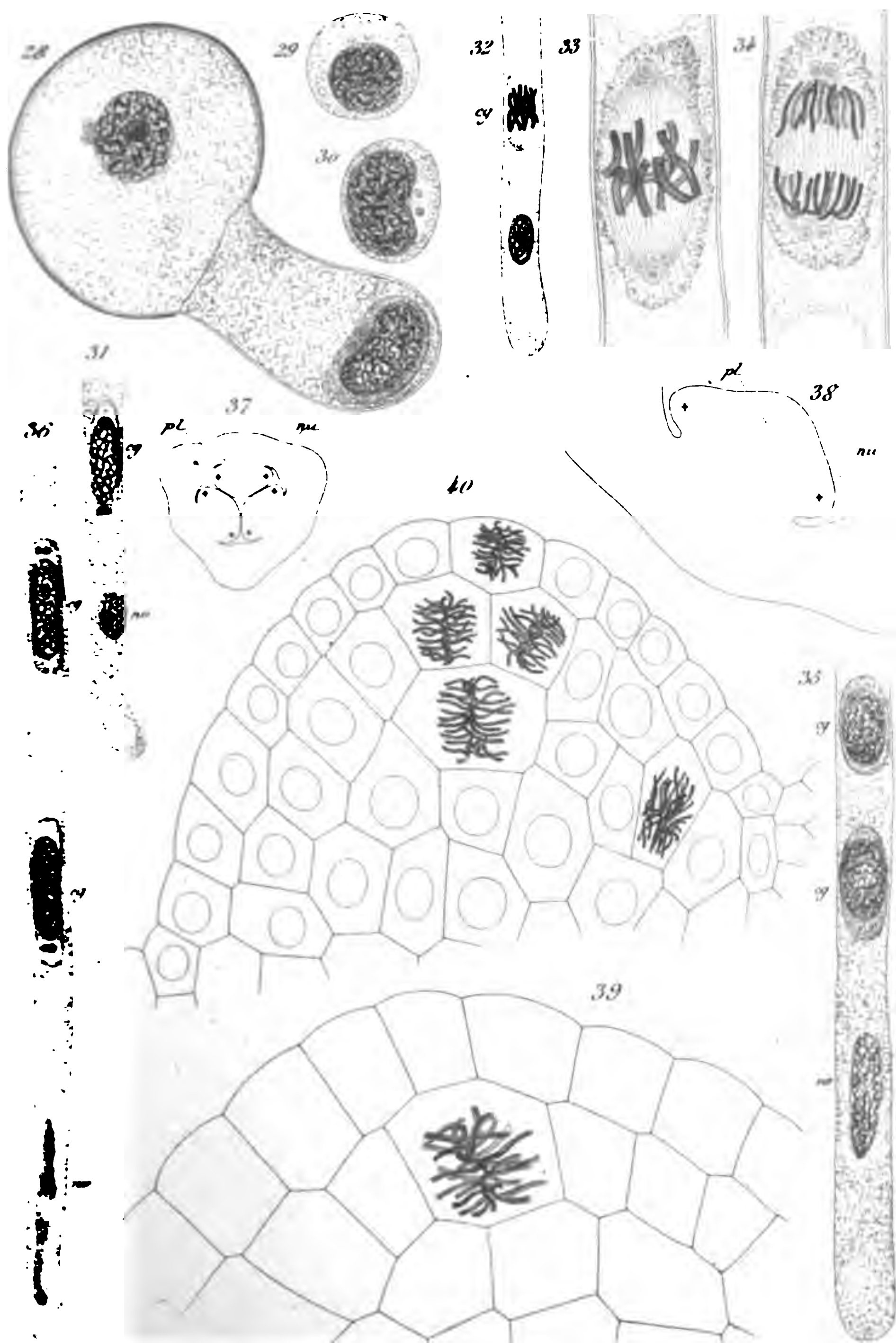
Brousson[etia] papyrifera (1), Morus alba (2), Euphorbia Lathyris (3-4)

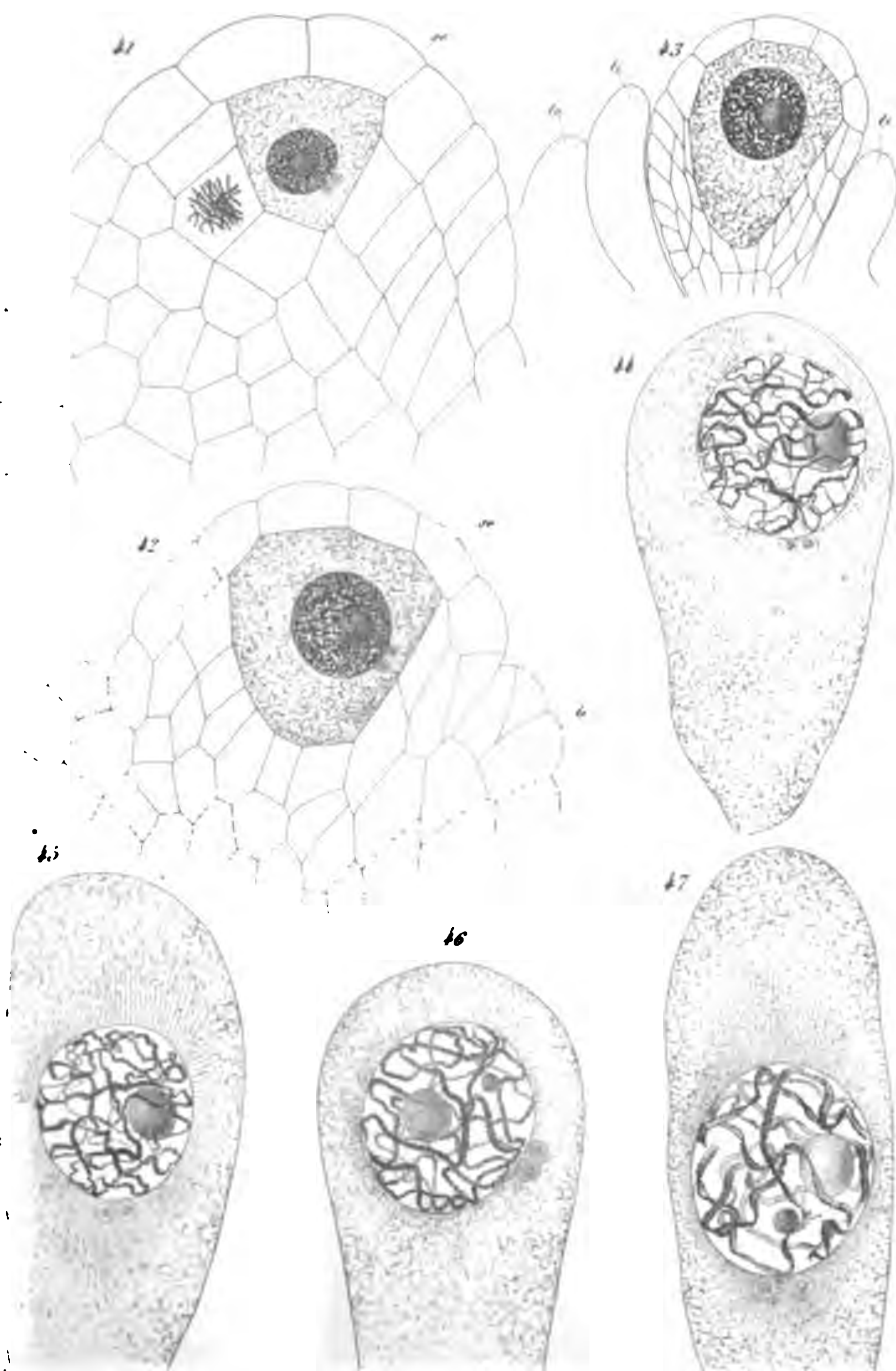


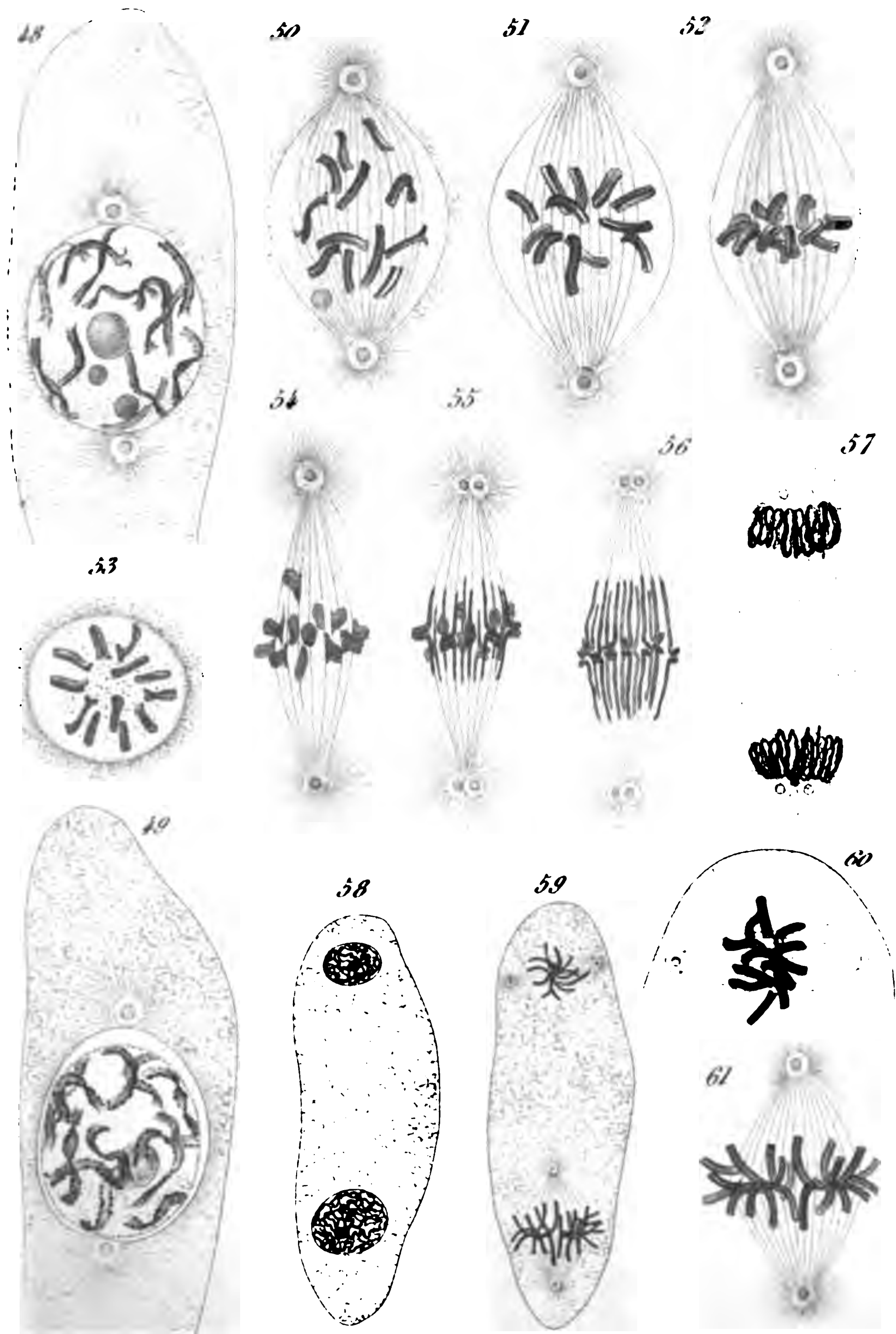
L Guignard del.

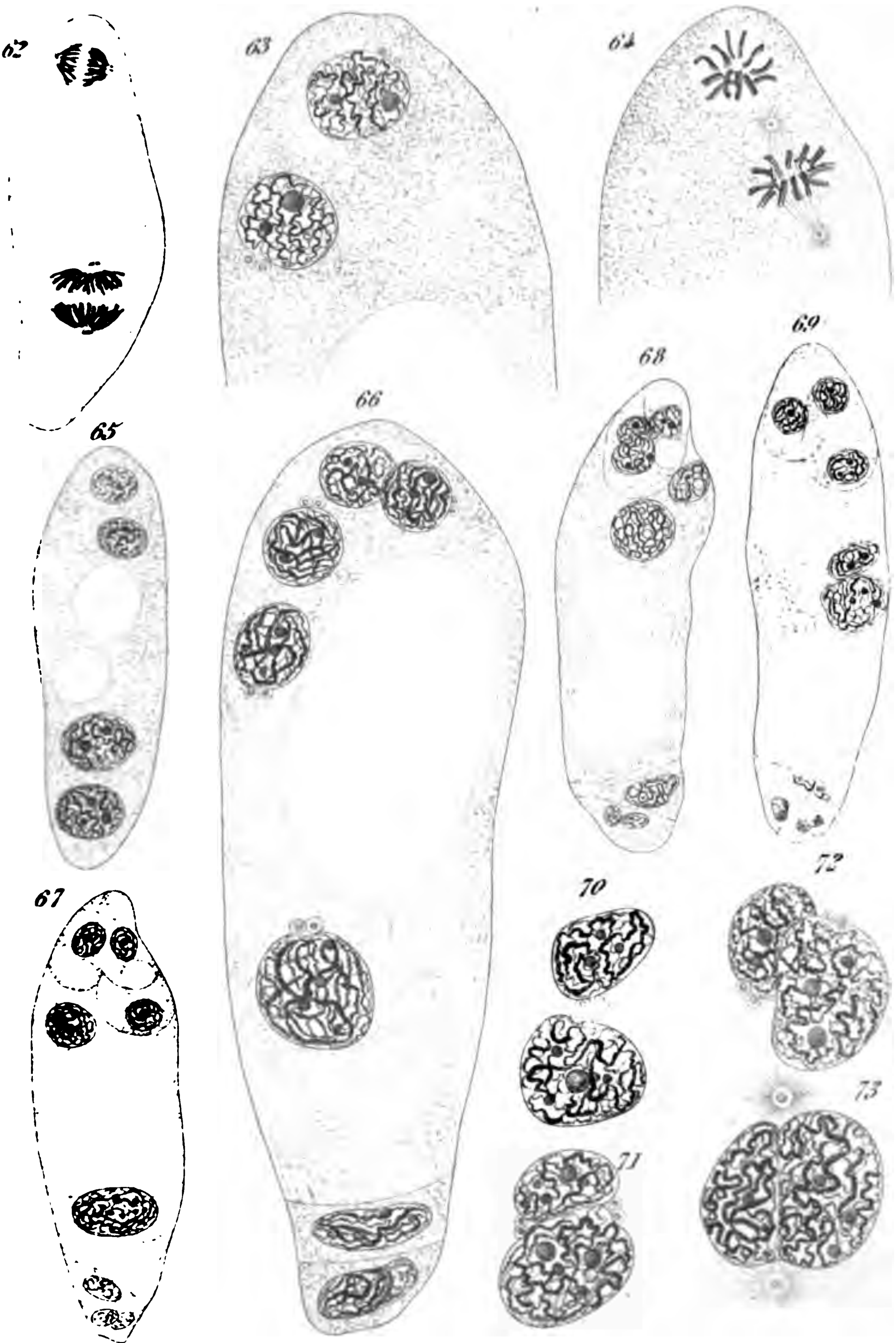
Imp. Bry Paris


10
11
12
14
13
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27


28
29
30
31
32
cy
33
34
35
cy
cy
nu
36
cy
cy
nu
37
pl
nu
38
pl
nu
40
39


41
42
43
44
45
46
47


48
50
51
52
53
54
55
56
57
49
58
59
60
61


62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73

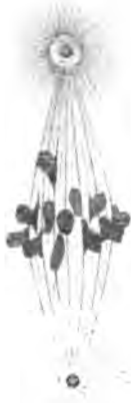

48


50


51

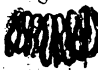

52


53


54

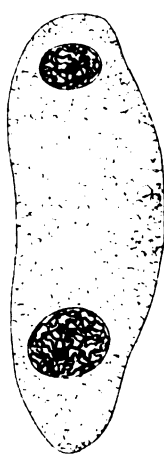

55

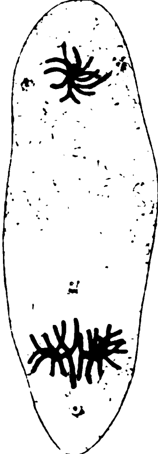

56


57



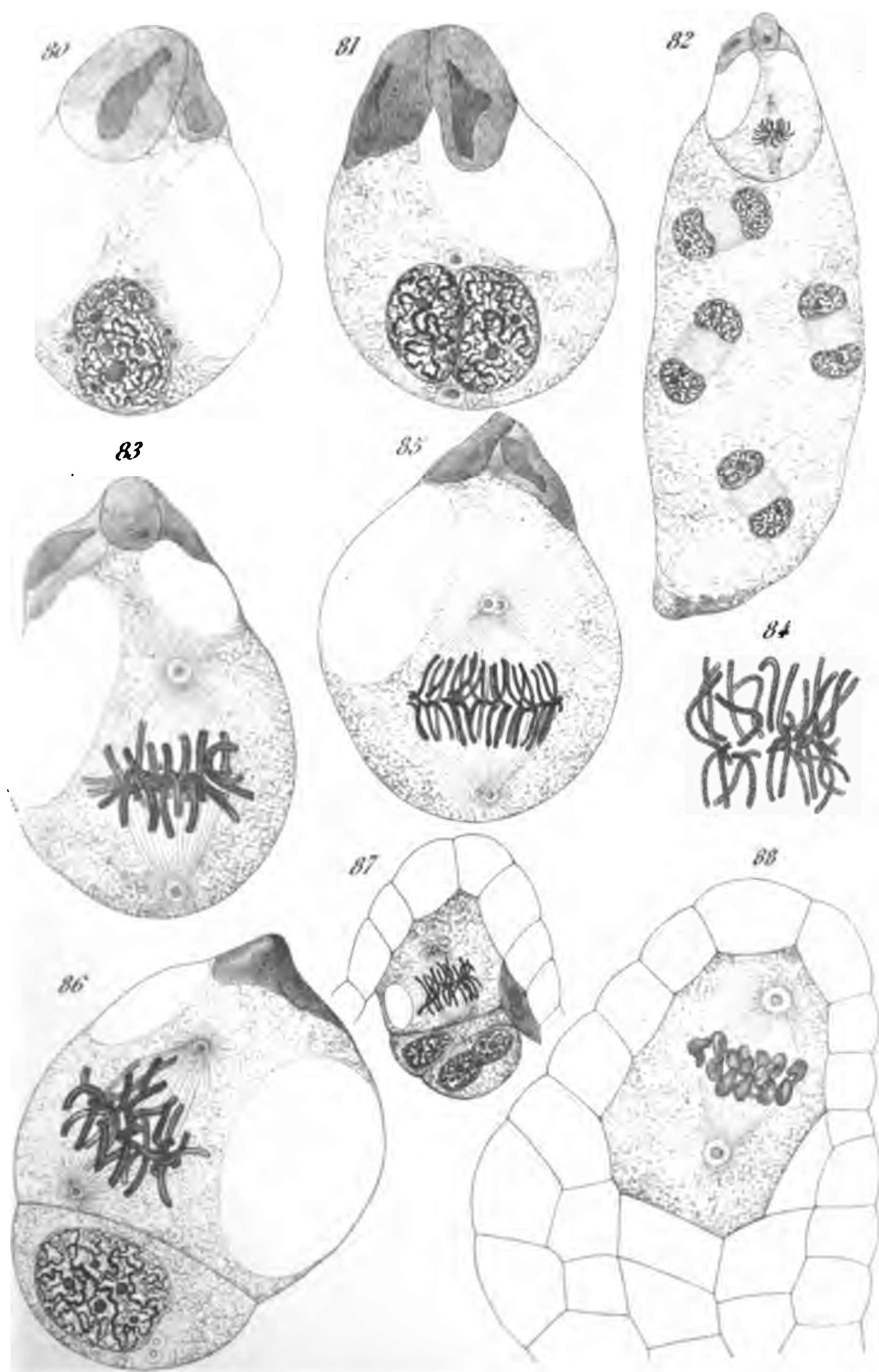

49

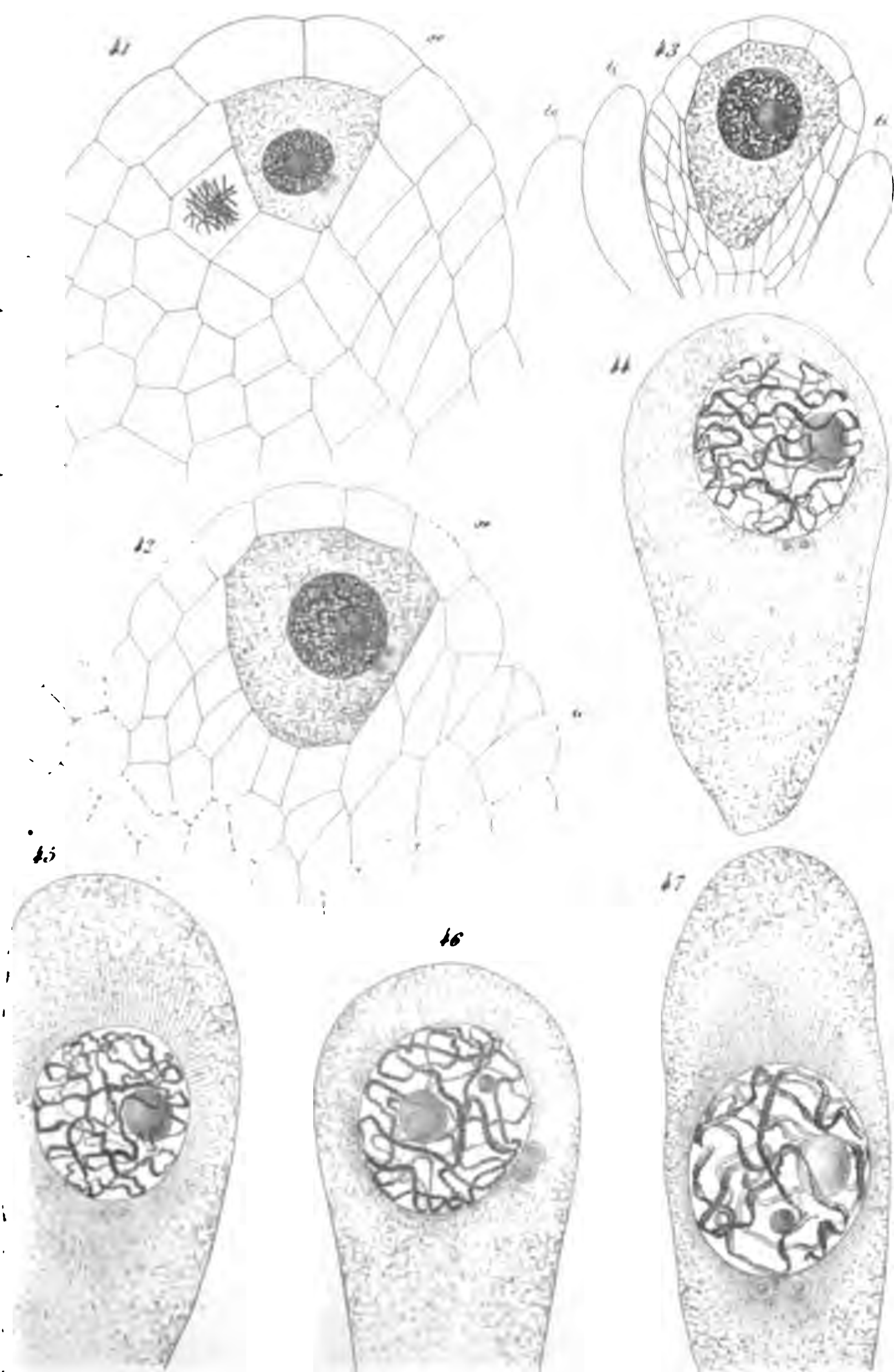

58


59


60


61


80
81
82
83
85
84
87
88
86


11
12
13
14
15
16
17


48


50


51


52

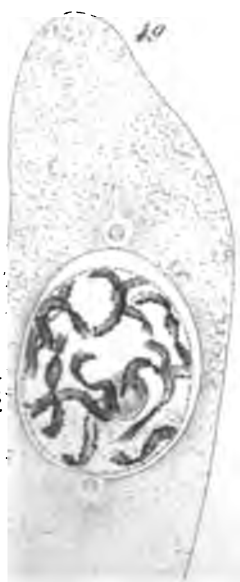

53


54


55


56

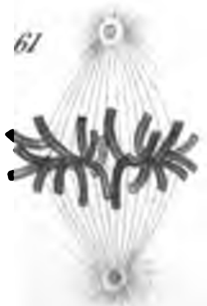

57


49

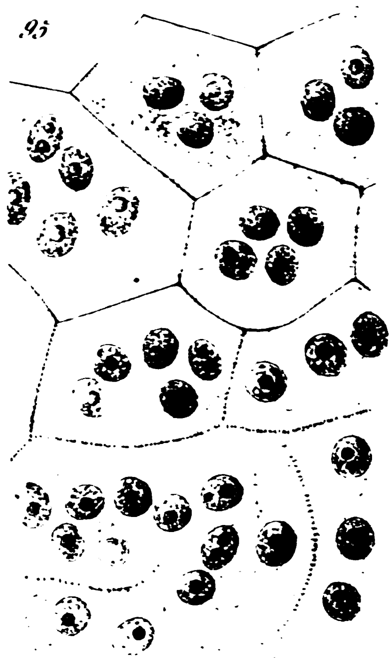

58

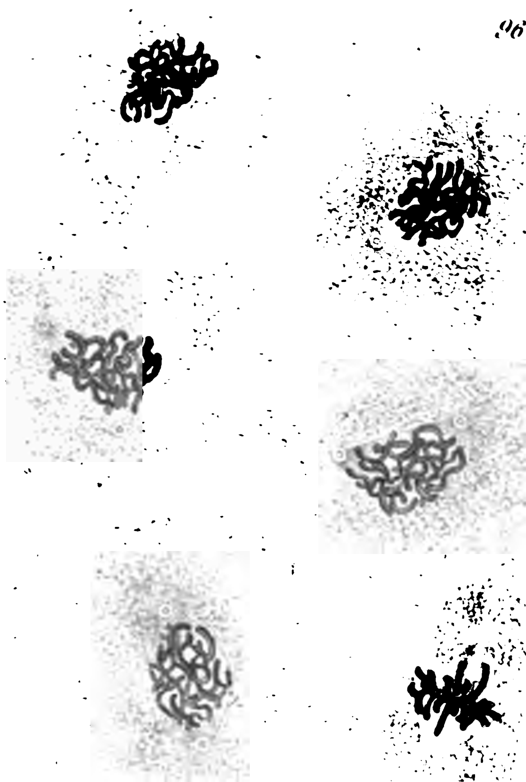

59


60


61


62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73


95


96


98

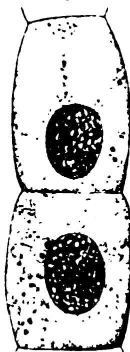

97


99


100


101


102


103


105


104


80


81


82


83


85

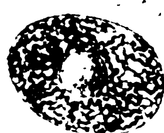

84


86


87

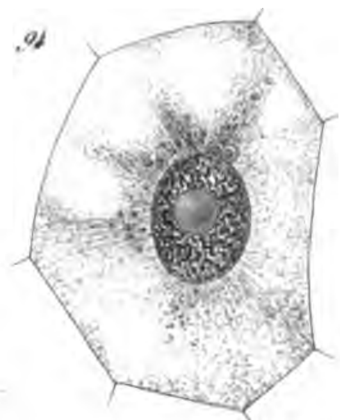

88

89





94



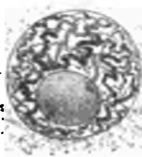
93



92

90



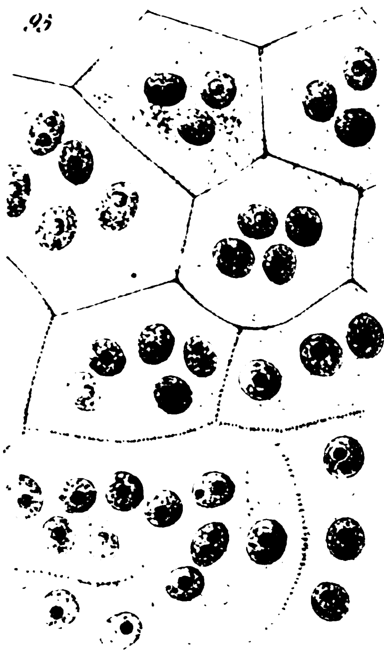


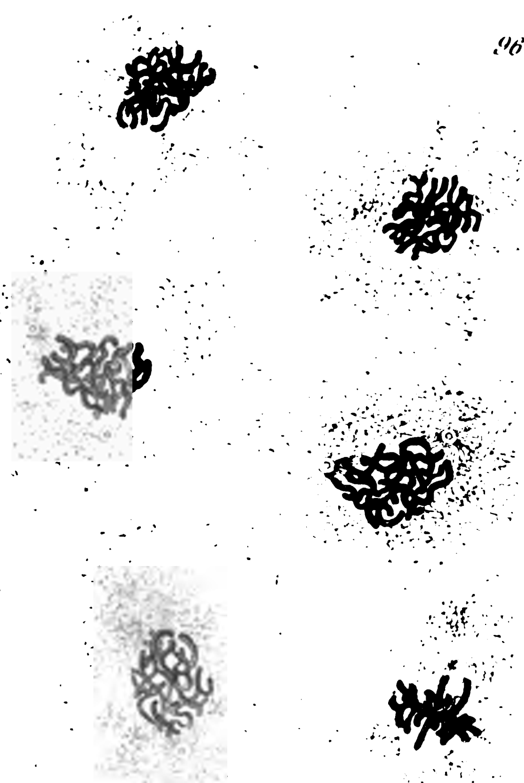


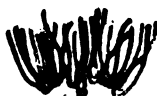
91






95


96


98

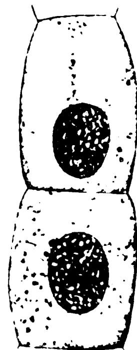

97


99


100

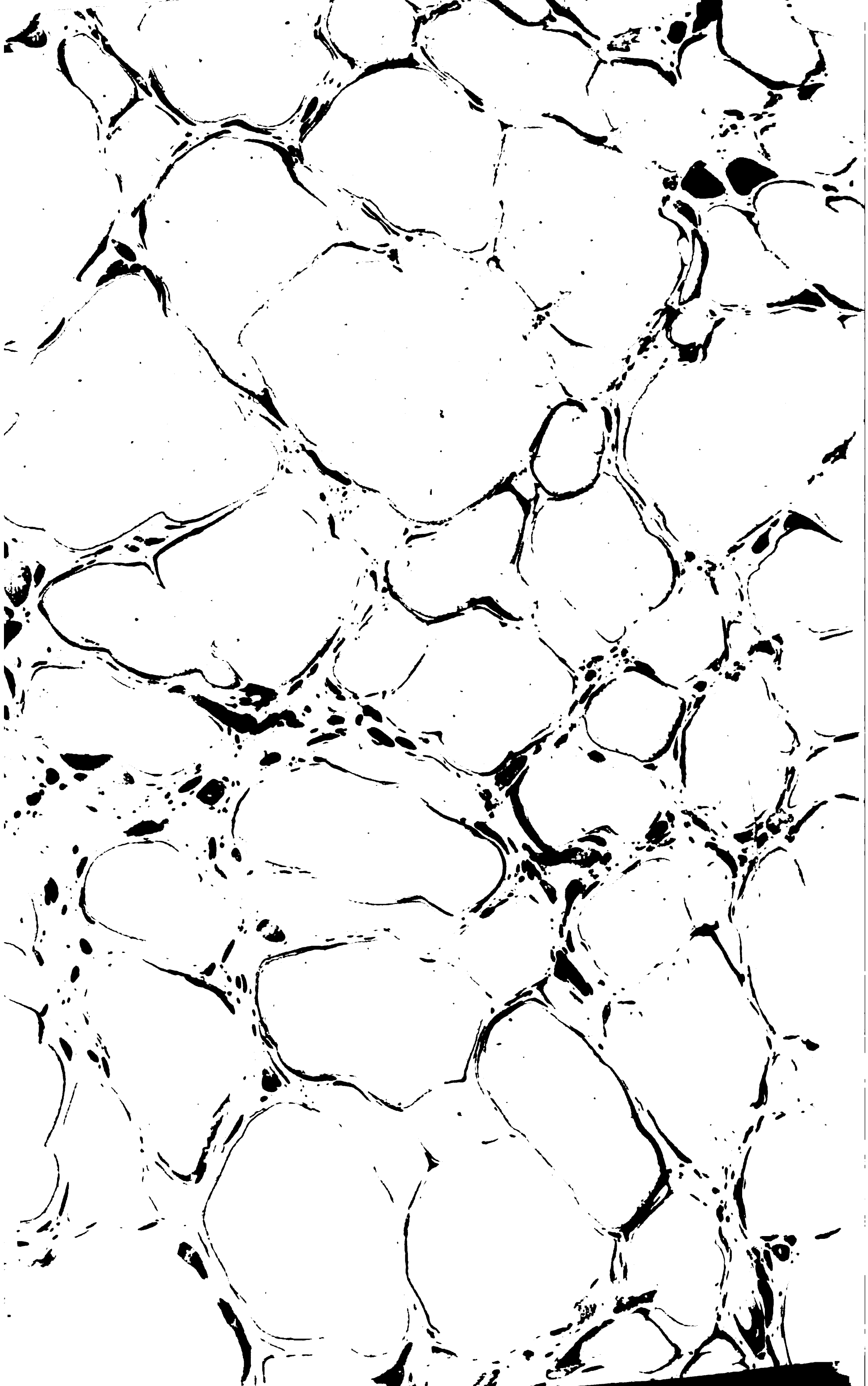

101


102

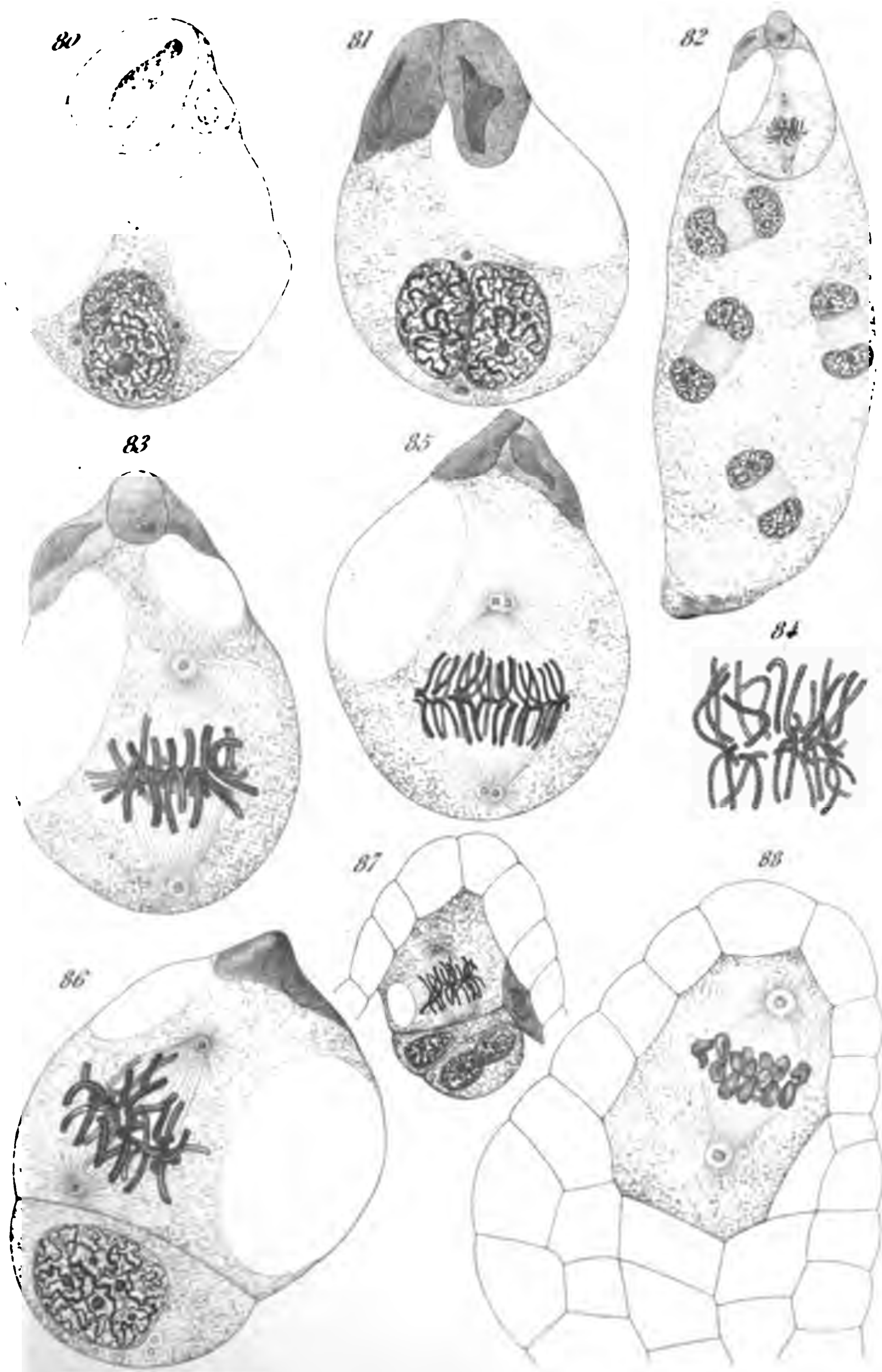

103


104


105






80
81
82
83
85
84
87
88
86

89

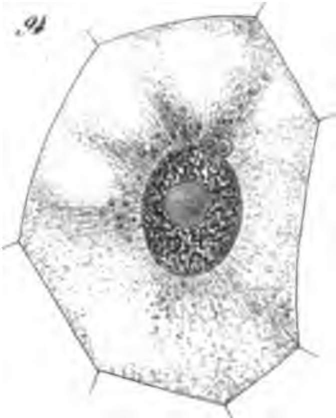






92

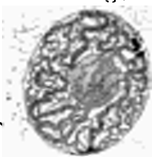
94

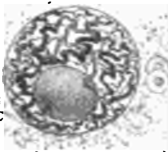


93



90





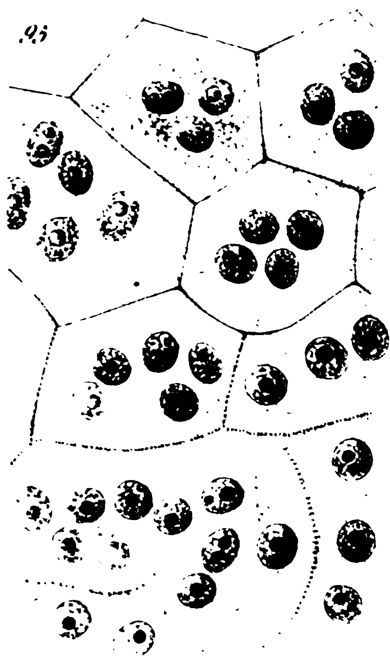


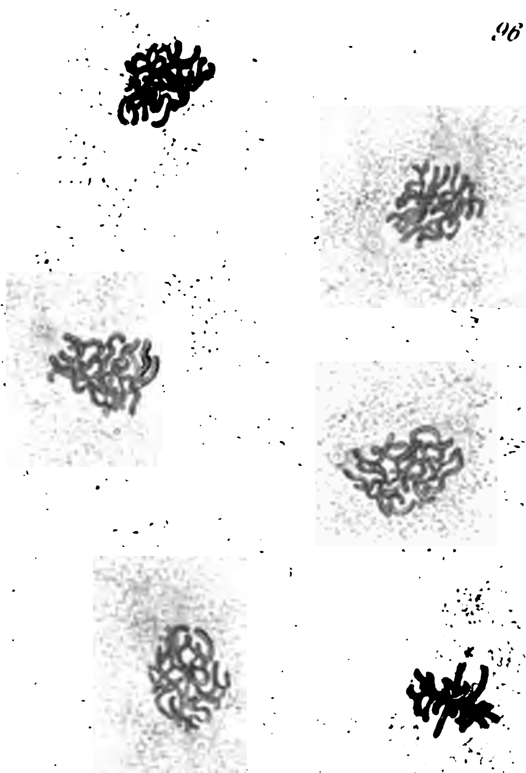
91







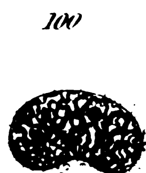

95


96

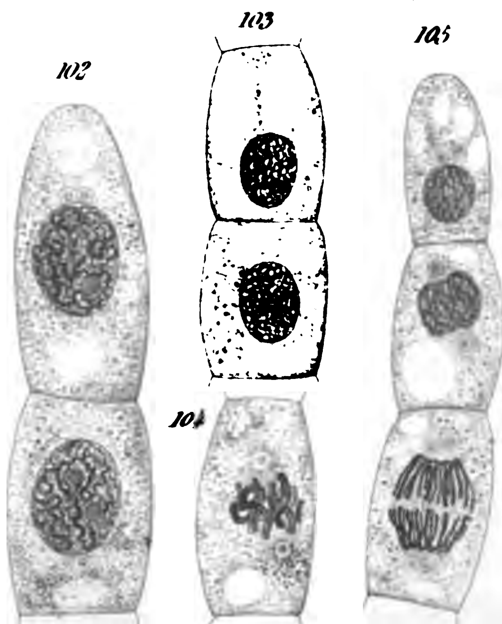

98


97


99


100


101


102
103
104
105





